ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

3

МАРТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Л. Б. Наместникова*, *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 7.12.83. Подписано к печати 16.03.84. М-30605. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.
Усл. кр.-отт. 14.53. Уч.-изд. л. 15.17. Тираж 2339. Тип. зак. 1037.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.9.5.524.4

Б. Н. Норин

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИИ СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА [1]

B. N. NORIN. FLORISTIC, ECOLOGICAL AND PHYTOCOENOLOGICAL INTERPRETATION OF THE STRUCTURE OF THE VEGETATIONAL COVER

Растительный покров в его расширенном понимании может и должен рассматриваться многоаспектно с точки зрения разных специалистов. Различия в интерпретации строения растительного покрова при разных подходах (флористическом, экологическом, фитоценологическом и др.) совершенно естественны и не должны считаться противоречащими друг другу. Рассматриваются специфические элементарные объекты разных областей науки о растительном покрове и первичные (минимальные) территориальные единицы растительного покрова, создающиеся из этих объектов. С точки зрения флориста, растительный покров представляет собой систему диффузно перемешанных видовых популяций, являющихся элементарными флористическими объектами. Естественной, минимальной, далее неделимой единицей флористического расчленения растительного покрова является конкретная флора (по А. И. Толмачеву). С точки зрения эколога, растительный покров представляет собой систему экобиоморф, являющихся элементарными экологическими объектами. Минимальной первичной территориальной экологической единицей растительного покрова является растительность отдельных местообитаний (участков) ландшафтного экофона (по Ю. П. Кожевникову). С точки зрения фитоценолога, растительный покров представляет собой систему элементарных фитоценотических объектов, которыми являются ценоячейки (по В. С. Ипатову), или синузии (по Du Rietz, Lippmaa, и др.), или иные подобные образования. Минимальной первичной территориальной фитоценотической единицей растительного покрова является ценотически связанная фитохора. Необходимо четко разграничивать объекты разных подходов и не подменять особенности выделяемых при каждом подходе единиц растительного покрова иной спецификой растительной оболочки.

Растительный покров как объект исследования представляет собой очень сложное образование. Это — не просто сумма растений на определенной площади,[2] а организованное множество их, система, имеющая свои внутренние закономерности строения и связи и в то же время обусловленная многими факторами внешней среды (геологии, геоморфологии, климата, почв, животного мира и т. д.) и историческими причинами. Растительный покров — образование территориальное, его единицы — выделы — имеют пространственную ограниченность. Этот объект не может быть определен однозначно — существует, на первый взгляд, парадоксальное и противоречивое положение, а именно: с точки зрения разных специалистов, растения создают растительный покров, организуются в целое, в систему по-разному, причем нередко наблюдается конфрон-

[1] Настоящая статья является расширенным вариантом доклада на IX Всесоюзном симпозиуме по биологическим проблемам Севера, состоявшемся в г. Сыктывкаре в 1981 г. (Норин, 1981).

[2] По Б. А. Юрцеву (1982 : 4) «Растительный покров можно определить как полную совокупность растений, населяющих данную территорию безотносительно к их таксономической принадлежности, биоморфе и другим признакам, иными словами, как множество особей в топографическом контуре». Однако данное определение не учитывает того, что растительный покров — это не просто случайный набор особей, а закономерное образование. В то же время такое определение растительного покрова просто как множества особей в топографическом контуре в какой-то мере заранее предопределяет рассмотрение его как суммы популяций растений в этом контуре, т. е. предопределяет флористическое толкование растительного покрова.

тация выводов разных специалистов о принципах организации растительного покрова. Однако следует иметь в виду, что различия в интерпретации строения растительного покрова при разных подходах (флористическом, экологическом, фитоценологическом и др.) совершенно естественны. Они не говорят об ошибочности заключений разных специалистов, а свидетельствуют лишь о многоаспектности структур объекта исследований — растительного покрова как системы.[3]

С позиций системных исследований каждый биологический объект, в том числе и растительный покров, может быть определен как несколько разных систем. Это явление К. А. Куркин (Куркин, Матвеев, 1982) рассматривает как многомерность системных иерархий. В. И. Василевич (1972 : 9) говорит, что «один и тот же объект (систему) можно расчленить по-разному, выделить разные элементы. В связи с этим не определяется однозначно и структура системы». Ранее я (Норин, 1980) уже приводил примеры многоаспектности биологических систем, в частности показал, что организм животного может определяться и как физиологическая система, и как анатомическая система — отсюда и различие структур этого объекта-системы: структура физиологических процессов (функциональная структура) и геометрическая структура расположения и физической связи органов (пространственная структура). Точно так же и растительный покров может рассматриваться многоаспектно, т. е. как флористическая система, как экологическая система, как фитоценотическая система и т. п. В связи с этим нам следует рассмотреть специфические элементарные объекты разных областей науки о растительном покрове, первичные (минимальные) территориальные единицы растительного покрова, создающиеся из этих элементов, и, наконец, пределы, масштабы объяснимости строения растительного покрова с позиций разных подходов.

Прежде всего нужно отметить, что элементарные объекты растительного покрова при всех подходах к нему образованы из особей растений как исходных единиц, но анализируемых с разных позиций, в разных аспектах. В частности, при флористическом анализе растительного покрова прежде всего, а часто и исключительно имеет значение принадлежность растений к тому или иному виду, роду, семейству, географическому элементу и т. д., тогда как при фитоценологическом анализе важны в первую очередь позиции и роль растений в группировках, их конкурентная способность и изменение ими среды обитания (важна их принадлежность к определенным фитоценотипам вне зависимости от таксономической принадлежности). Соответственно разным подходам к растительному покрову растения объединяются исследователями в разные элементарные объекты (или видовые популяции, или экобиоморфы, или ценоячейки, синузии). В связи с этим особи растений при данных подходах уже не могут рассматриваться в качестве элементов растительного покрова, они являются составными частями, элементами его элементарных объектов при любом аспекте анализа. Нельзя думать, что эти совершенно различные элементарные объекты существуют абстрактно, лишь в воображении исследователя. Они являются реальными объектами, и каждый из них имеет свою особую структуру, свою реально существующую систему взаимодействий растений.

С точки зрения флориста, растительный покров представляет собой систему диффузно перемешанных видовых популяций, являющихся элементарными флористическими объектами. Однако флорист в большинстве случаев не рассматривает каждую видовую популяцию в ее полном объеме (это дело систематика). Его объект — система видовых популяций определенной территории. Какова же минимальная территория, требующаяся

[3] Следует сказать, что данное расширенное толкование понятия «растительный покров» в некоторой мере противоречит классическому его пониманию геоботаниками и ботанико-географами, при котором растительный покров (растительность) противопоставляется флоре. Однако в последнее время ряд ботаников (например, Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, 1982) признают единство фитостромы, рассматриваемой с разных сторон, с позиций разных разделов ботаники.

для выявления важнейших характеристик флоры (ее систематической структуры, состава и соотношения основных географических и географо-генетических элементов и др.)? Каков тот нижний предел размера территории, на котором кончается область флористики?

Минимальной территориальной флористической единицей в настоящее время многие ботаники признают растительный покров в пределах территории конкретной флоры (по: Толмачев, 1931, 1974, и др.), представляющий собой систему видовых популяций такой минимальной территории, которая охватывает все типы местообитаний данного района и внутри которой на одинаковых местообитаниях встречается одинаковый набор видов. Изменение набора видов хотя бы на одном из типов местообитаний означает переход уже к другой конкретной флоре.[4] Эту территорию Юрцев (1975), Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1980) и другие называют элементарным флористическим районом.

В связи с тем, что растительный покров обусловлен не только теми факторами, которые определяют флору (географическими, климатическими, историческими), но и экологическими и фитоценотическими, при флористической интерпретации его строения нужно поступить так, чтобы флористические единицы выделялись лишь по свойственным им признакам. Это достигается, по Толмачеву (1932), охватом всех присущих данному району типов фитоценозов и типов местообитаний. Только при этом условии мы можем быть уверены, что фитоценотические или экологические причины не влияют на подбор видов данного флористического района, данной конкретной флоры. Толмачев (1932 : 119) считал, что «район, избираемый для изучения конкретной флоры, должен быть. . . достаточно велик для того, чтобы охватить все возможные в его условиях стации, так как в противном случае отличия систематического состава разных сообществ затемнят чисто флористические особенности страны, и получающийся в результате работ список флоры будет носить отчасти фациальный, а не региональный характер».

По-видимому, более мелкие выделы растительного покрова, чем территория конкретной флоры (в частности фитоценозы или их комплексы на определенных типах местообитаний), не могут удовлетворять всем требованиям флористического анализа и не могут рассматриваться как территориальные флористические единицы, хотя они также сложены из элементарных флористических объектов — видовых популяций — и им может быть дана флористическая характеристика. Но нельзя отождествлять понятия «характеристика флоры» и «флористическая характеристика». Характеристика флоры может проводиться лишь на достаточно большой территории, тогда как флористическая характеристика может быть дана объектам самого разного объема (вплоть до фитоценоза и даже еще более мелких единиц). По мнению В. М. Шмидта (1972, 1976) и Л. И. Малышева (1972), конкретная флора более неделима и за ней лежит уже не область флористики, а область геоботаники. Толмачев (1974) говорил, что деление конкретной флоры даст уже не флору, а часть флоры. Н. А. Миняев утверждает, что «конкретная флора неделима в том смысле, что любые ее составные части уже не могут быть подведены под понятие „флора“ и должны рассматриваться как ее структурные элементы» (см.: Юрцев, 1974 : 1400). Юрцев (1975 : 70), характеризуя метод конкретных флор, говорит, что «впервые объектом сознательного изучения флористов стали „малые“ — элементарные (далее неделимые на флористическом основании) флоры». Шеляг-Сосонко (1980 : 770) пишет, что «переход за нижний критический предел размера пробы конкретной флоры ведет к тому, что флора этой территории уже не будет отражать существенных черт конкретной флоры как естественного выдела. . . За нижним пределом понятия „флора“ действительно лежит уже область не флористики». Хотя конкретная флора внутри себя в значительной степени флористически пространственно гетерогенна, но ее внутренние выделы флористически не представительны, флористически не организованы. Так, Р. В. Камелин (1973 : 23) отмечает, что «на заниженной площади выявления флоры процентное соотношение видов

[4] Это теоретическое положение требует, несомненно, практической разработки: в какой степени изменяется набор видов при переходе к другой конкретной флоре.

в крупных семействах обычно сильно повышается, не говоря уже о том, что во флору могут не войти даже отдельные характерные семейства и роды».

Таким образом, в качестве первичной (минимальной) флористической единицы растительного покрова, по мнению многих ботаников, может рассматриваться конкретная флора, занимающая относительно (по сравнению с экологической и фитоценотической, как мы увидим далее) крупную территорию в 100—1000 км^2 и более (Малышев, 1972; 1975; Камелин, 1973; Шмидт, 1976). Для нас сейчас несущественно, что далеко не все флористы однозначно понимают конкретную флору, и мы в данном случае не будем особо рассматривать понимание конкретной флоры как пробы флоры, как локальной флоры или как генеральной совокупности элементарной флоры (Малышев, 1975; Шеляг-Сосонко, 1980; Шмидт, 1981; Юрцев, 1982). Для нас также несущественно и другое, а именно: что конкретная флора далеко не всегда понимается как флористический выдел, т. е. как единица флористического районирования.

Для нас существенно то, что большинство флористов сходятся в том, что конкретная флора — это естественная, элементарная, далее неделимая единица флористического расчленения растительного покрова;[5] и даже если такой единицей будет признана в дальнейшем какая-либо иная (например, «элементарная естественная флора» — по Камелину, 1969, 1973), несомненно, что растительный покров может быть расчленен на части по флористическому принципу. Несомненно также, что флористические единицы растительного покрова должны иметь достаточно крупные размеры — флористическая интерпретация растительного покрова может осуществляться лишь при использовании единиц, приближающихся по размерам к территории конкретной флоры.

С точки зрения эколога (имеется в виду узкое, классическое понимание экологии, а не широкое, экосистемное), растительный покров представляет собой систему экобиоморф, являющихся элементарными экологическими объектами, т. е. растительный покров — экологически обусловленное сочетание растений. Экологическое толкование растительного покрова основывается на экологической индивидуальности видов, провозглашенной в свое время Л. Г. Раменским (1924) и H. Gleason (1926), вследствие которой основным свойством растительного покрова является континуум, т. е. постепенная непрерывность изменений его состава и строения по градиентам среды. Отсюда следуют искусственность проведения внутри растительного покрова границ, искусственность отграничения каких-либо выделов, кроме тех случаев, когда существуют резкие переломы градиентов среды, т. е. когда территория с одной экологической обстановкой, с одним экологическим потенциалом резко сменяется территорией с другой экологической обстановкой. Применительно к Крайнему Северу, где в растительном покрове значительно ослабляется роль ценотического фактора и относительно возрастает значение экологических факторов, смены комплексного экологического потенциала были обоснованы Ю. П. Кожевниковым (1974, 1976, 1978) в его понятии о ландшафтном экофоне как о сумме местообитаний, обладающих определенным интегральным комплексом микроклиматических и эдафических факторов, который формируется на определенного типа поверхностных отложениях данного района (например, пролюво-аллювиальный, гумусный, озерный, скальный, торфяный, песчано-галечниковый приморский ландшафтные экофоны). Это понятие Кожевников аналогизирует с типами земель (типами местоположений) Раменского (1938) и геомами В. Б. Сочавы (1974). Вследствие суммарного экологического эффекта каждый ландшафтный экофон имеет растительный покров, сложенный из экологически определенного сочетания экобиоморф, и достаточно резко отграничен от других ландшафтных экофонов.

По-видимому, именно растительность отдельных местообитаний (участков) ландшафтного экофона явля-

---

[5] Несколько иное мнение высказывает Юрцев (1982), считающий, что определению флоры отвечают и «флора фитоценоза» и «парциальная флора» любого экологически своеобразного подразделения ландшафта.

ется минимальной, первичной территориальной экологической единицей растительного покрова, так как внутри нее существует экологический континуум, хотя и сопровождающийся достаточно большой внутренней гетерогенностью растительного покрова, но обусловленной уже не экологическими, а фитоценотическими причинами.

Однако то, что достаточно отчетливо проявляется на Крайнем Севере, а именно резкие различия растительного покрова разных ландшафтных экофонов, южнее сильно маскируется ценотическими взаимодействиями растений, трансформацией ими экологической среды, поэтому концепцию ландшафтных экофонов здесь реализовать труднее. Разработкой типологических единиц растительного покрова и объяснением его строения на экологической основе в этих районах особенно детально занимался Раменский (1938, 1941, и др.), и возможно, что растительность в пределах его «типов местоположений» и будет здесь минимальной экологической единицей растительного покрова. Границы территории ландшафтного экофона совпадают с границами «демутационного комплекса» С. М. Разумовского (1981 : 106), который говорил: «Территория демутационного комплекса биологически равноценна в отношении абиотических свойств местообитания, и все различия растительности в ее пределах обусловлены лишь степенью развития и качеством фитоценотической среды».

Территория ландшафтного экофона, по-видимому, совместима с одной из высших градаций «парциальных флор» в понимании Юрцева (1982), но если у последнего это флористическая единица, то в нашем рассмотрении — это экологическая единица растительного покрова и она так и должна интерпретироваться. Здесь уместно вспомнить высказывания ряда флористов (Н. А. Миняев — см.: Юрцев, 1974; Юрцев, Семкин, 1980; Шмидт, 1976; Шеляг-Сосонко, 1980, и др.) о том, что флористические единицы могут выделяться лишь по флористическим признакам, ландшафтный же экофон выделяется исключительно по его экологическим особенностям и набор его растений обусловлен экологическими факторами, в связи с чем, вероятно, нельзя объяснять растительный покров в пределах ландшафтного экофона с флористических позиций, хотя и можно давать ему флористическую характеристику. Это, как мы рассматривали ранее, — лишь часть флоры, которая не может отразить флористические особенности данного района, т. е. флористический анализ растительного покрова лишь в пределах ландшафтного экофона дает искаженную интерпретацию флористических закономерностей этого района.

Такое же перенесение методов и подходов одной области науки на объекты другой области наблюдается и в том, что часто фитоценологический аспект растительного покрова, фитоценологическая интерпретация его строения подменяются экологической его трактовкой, когда объяснение строения фитоценотических единиц обосновывается лишь действием экологических факторов. Трудно судить, почему флористическая интерпретация растительного покрова переносится на единицы экологические и даже фитоценотические (заменяя их экологическую или фитоценологическую трактовку), а экологическая интерпретация — на единицы фитоценотические, но такая замена наблюдается. Возможно, что здесь отражается неудовлетворенность исследователей ограниченностью применения их подходов только к единицам определенного ранга и размера, а также желание видеть свою интерпретацию растительного покрова более универсальной. Обсуждение этого вопроса мы перенесем в конец статьи, когда будет уже рассмотрен и фитоценологический аспект строения растительного покрова.

В связи с тем, что границы и флористических, и экологических единиц в значительной мере определяются природными рубежами, хотя и устанавливаются по флористическим или экологическим признакам, нужно ожидать совпадения границ этих территориальных единиц растительного покрова, но, естественно, не на их низшем уровне, т. е. не на уровне минимальных, первичных выделов. Ранее я уже отмечал, что растительный покров ландшафтного экофона, по-видимому, совместим лишь с растительным покровом части конкретной флоры, а именно парциальной флоры; с растительностью в пределах

конкретной флоры уже будет совмещаться растительность совокупности ландшафтных экофонов. По-видимому, и в дальнейшем, по мере укрупнения территориальных единиц, повышения их ранга, границы будут совпадать, но ранг этих рубежей будет различным при разной интерпретации растительного покрова. Это положение не ново, поэтому я его не обсуждаю. Следует сказать, что и характер границ (их резкость или размытость) будет очень различным, в частности размытость границ в равнинных условиях будет большей, чем в горах.

С точки зрения фитоценолога,[6] растительный покров представляет собой систему элементарных ценотических объектов, которыми являются ценоячейки (Ипатов, 1966, 1971, и др.), или синузии (в понимании Du Rietz, 1930, 1936; Lippmaa, 1933, 1938, 1939; Норин, 1965, 1979), или иные подобные образования. Характерной, специфической особенностью элементарных ценотических объектов должны быть и являются ценотические взаимодействия растений в них, т. е. воздействие одних растений на обилие (массу, число особей) других через конкуренцию и преобразование среды. Такое влияние не обязательно и нередко отсутствует между растениями одной видовой популяции или между растениями определенной экобиоморфы, для которых специфичны иные взаимоотношения.

В связи с последним положением необходимо проанализировать мнение многих специалистов о том, что элементарным ценотическим объектом является ценопопуляция растений, т. е. видовая популяция в пределах фитоценоза (Работнов, 1945, 1982 и др.; «Ценопопуляции растений», 1976, 1977; Куркин, Матвеев, 1981, 1982). Ценопопуляция, как уже было сказано, очень часто не обладает основным свойством элементарного ценотического объекта — ценотическим взаимодействием растений, ее образующих, и хотя из частей ценопопуляций (точнее, из составляющих их особей) складываются ценоячейки и синузии, она сама по себе не является элементом растительного сообщества как ценотической системы. В. И. Василевич (1977 : 9) говорит, что «взаимодействие особей в популяции (обмен генетической информацией) приводит к образованию иных систем, которые нельзя считать фитоценотическими». Видовая популяция (а вместе с ней и ценопопуляция как ее часть, отчлененная ценотическими факторами) — это элемент флористической системы. Вопрос же о минимальной, первичной территориальной фитоценотической единице растительного покрова более сложен, чем вопрос об элементарном ценотическом объекте.

Сложность прежде всего заключается в том, что сами элементарные ценотические объекты (ценоячейки, синузии) занимают известную площадь и поэтому могли бы рассматриваться как минимальные территориальные выделы растительного покрова. Но против такого рассмотрения имеется ряд доводов. Основным из них является тот, что выделы растительного покрова не могут накладываться друг на друга, а это всегда свойственно ценоячейкам и обычно для синузий. И даже в тех случаях, когда синузии существуют автономно, вне фитоценозов (что впрочем не признается многими фитоценологами, которые считают такие синузии фитоценозами), вероятно, нет смысла принимать часто крохотные участки таких синузий за территориальные единицы растительного покрова. В громадном же большинстве случаев элементарные ценотические объекты объединяются в функциональное целое, в систему — фитоценоз, в котором отдельные ценоячейки и синузии уже не имеют обособленной территории (их объемы накладываются, входят друг в друга). Такая система элементарных объектов занимает определенную площадь и несомненно должна считаться минимальной, первичной территориальной фитоценотической единицей.

Однако это — частный случай минимальной территориальной единицы, так как не всегда данная единица будет фитоценозом. Нередко она организуется

---

[6] Здесь мы намеренно не обсуждаем различия между фитоценологией и геоботаникой, так как это уведет нас в сторону от рассматриваемых вопросов. Следует лишь сказать, что геоботаника должна пониматься шире, чем фитоценология, так как не все территориальные выделы растительного покрова, которыми занимается геоботаника, обусловлены ценотически.

из фрагментов разных фитоценозов, которые часто не могут существовать автономно, вне соседства с другими фрагментами (а иногда и фитоценозами), с которыми они образуют комплекс (например, комплексы фрагментов фитоценозов пятнистых тундр, тундрово-болотные полигонально-валиковые комплексы, комплексы аапа-болот, часто лугово-кустарниковые комплексы пойм и др.). К таким образованиям С. А. Грибова и Т. И. Исаченко (1972 : 177) относят и серии растительных сообществ, и микропоясные ряды, объединяя их в одном понятии «микрокомбинации», в которых у их составных частей «взаимообусловленность и взаимозависимость настолько тесные, что в большинстве случаев они представляют собой отдельные стадии того или иного сукцессионного процесса». В этих образованиях их составные части в значительной мере несамостоятельны,[7] что не дает права рассматривать их в качестве отдельных единиц растительного покрова, и к тому же они часто очень малы, как и пятна синузий, о которых я говорил ранее. В связи с этим такие комплексы также являются минимальными, первичными территориальными фитоценотическими единицами. В свое время я для всех первичных территориальных геоботанических образований предложил термин «фитохора» [8] (Норин, 1970, 1979). Ценотически связанная фитохора (фитоценоз, комплекс фрагментов фитоценозов и некоторые другие) и будет минимальной, первичной территориальной фитоценотической единицей растительного покрова.

Сложность фитоценологической интерпретации растительного покрова заключается не только в этом. Нередко, особенно в экстремальных условиях существования растений, помимо фитоценотически обусловленных образований, существуют ценотически неорганизованные, состоящие из отдельных совершенно не контактирующих между собой особей растений (агрегации — по: Сукачев, 1934; Шенников, 1938, 1964), или из разобщенных, ценотически не влияющих друг на друга синузий или фрагментов фитоценозов (семиагрегации — по: Александрова, 1981, 1983). Лишь при дальнейшем укрупнении территориальных единиц, когда в них вместе с агрегациями или семиагрегациями войдут оказывающие на них ценотическое воздействие фитоценозы или фрагменты фитоценозов, создаются фитоценотические территориальные единицы, но они уже не могут считаться минимальными, первичными.

Часто же в экстремальных условиях существования растений (например, на ряде местообитаний в полярных пустынях) вообще не создаются фитоценотически связанные территориальные единицы растительного покрова (если не считать таковыми, как мы уже говорили, отдельные карликовые пятна синузий или микрогруппировок споровых растений, измеряющиеся в поперечнике сантиметрами или немногими дециметрами — см.: Мазинг, 1982; Александрова, 1983). В таких условиях имеются лишь флористические и экологические пространственные единицы, но отсутствуют фитоценотические, хотя это не значит, что здесь нет объектов для изучения фитоценологами, так как последние обязаны изучать и начальные стадии возникновения ценотических отношений между растениями.

Объем минимальных территориальных фитоценотических единиц растительного покрова обычно совершенно не соразмерен с объемом флористических и экологических единиц. В территориальных границах с растительностью в пределах конкретной флоры и с растительностью совокупности ландшафтных экофонов может совпадать лишь довольно крупное объединение фитоценозов — их макрокомбинация (Грибова, Исаченко, 1972).

Однако территориальное совпадение этих единиц не означает идентификации их содержания. Каждый из подходов дает свое толкование строения расти-

---

[7] Сочава (1979 : 63) считал, что даже фитоценозы обычно не могут существовать отдельно, а лишь в окружении других растительных сообществ в порядке территориальной интеграции с ними; он писал: «фитоценоз как ячейка материального и энергетического обмена может функционировать только будучи частью определенного территориального сочетания — элементарного гетерогенного единства».

[8] Я не мог принять ранее предложенный термин «фитоценохора» (Сочава, 1968, 1970; Александрова, 1971) в связи с тем, что слово «цено» обозначает ценотическую связь растений, тогда как «фитохора» не всегда является ценотически связанным образованием.

тельного покрова, применяется для решения своих задач и не может подменять другие. И здесь прав Шмидт (1981), когда он утверждает, что у флористики, геоботаники и ботанической географии имеются свои специфические объекты исследования. Нельзя говорить о какой-либо «метадисциплине», например ботанической географии (Юрцев, 1982), поглощающей другие науки о растительном покрове. Я лишь добавлю, что, например, флористическое или экологическое толкование растительного покрова не может быть главенствующим при рассмотрении растительности как ценотического объекта, т. е. образования, создающегося только при совместном произрастании растений, когда между ними возникает конкуренция и в результате их присутствия и жизнедеятельности изменяется среда их существования. Но в то же время каждый данный подход может и должен использовать методы и некоторые выводы других подходов для объяснения организации растительного покрова (см., например, Норин, 1978).

Каковы же пределы, в которых возможно объяснение строения растительного покрова методами и подходами разных разделов ботаники? Вполне естественно (и это я показал ранее), что для получения выводов о строении растительного покрова неправомочно применение единиц, меньших, чем минимальные, первичные территориальные единицы данного раздела ботаники. Необходимо четко представлять себе, что «разрешающие способности» разных подходов к растительному покрову различны. Флористическая интерпретация растительного покрова без риска получения искаженных результатов не может быть осуществлена при использовании единиц, меньших, чем конкретные флоры; экологическая интерпретация — меньших, чем участки ландшафтных экофонов; фитоценологическая интерпретация — меньших, чем ценотически связанные фитохоры. В частности полное фитоценологическое объяснение строения растительного покрова нельзя получить, используя лишь синузии. В ряде случаев возможен, конечно, анализ растительного покрова на пробных площадях, меньших, чем минимальные территориальные единицы, но в таких случаях нужна уверенность, что растительный покров в пределах пробных площадей содержит все характеристики минимальных территориальных единиц. Последний вопрос широко и очень детально в свое время обсуждался в геоботанической литературе.

Трудно сказать, есть ли верхний предел размеров территориальных единиц растительного покрова, до которого возможно применение подходов разных областей ботаники. Не исключено, что такими максимальными единицами, к которым может быть применена флористическая интерпретация растительного покрова, являются флористические царства. Размеры максимальной экологической территориальной единицы предположить труднее, тем более что в таком плане, по-видимому, никто не анализировал растительный покров. Вероятно, эта единица будет определяться ареалами определенных групп экобиоморф. Трудно установить также, есть ли такая максимальная фитоценотическая единица, так как средопреобразующее влияние растительных группировок иногда распространяется на очень большие территории. Вспомним влияние лесов на водоразделах на режимы ряда экологических факторов долин в лесных областях или же влияние (хотя практически и не доказанное) притундровых лесов на макроклимат более южных областей. Однако определенно можно утверждать, что ценотическая организация единиц растительного покрова уменьшается с увеличением ранга, размеров этих единиц. У флористических единиц, по-видимому, наблюдается обратная картина.

Данные рассмотрение и сопоставление различных подходов к интерпретации строения растительного покрова показывают, что равноправно существуют разные аспекты структуры растительности, разные ее толкования. Из этого следует также вывод, что необходимо четко разграничивать объекты разных подходов, содержание и объем выделяемых ими единиц, не подменять особенности данных единиц иной спецификой растительной оболочки, т. е. нельзя при изучении растительного покрова смешивать воедино разные интерпретации его строения.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Об объектах биогеоценологии. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 9, с. 1225—1238. — *Александрова В. Д.* (1981). Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 636—649. — *Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с. — *Василевич В. И.* Количественные методы изучения структуры растительности. — В кн.: Итоги науки и техники, сер. ботаника, т. 1. М.: ВИНИТИ, 1972, с. 7—83. — *Василевич В. И.* Фитоценотические объекты как системы. — В кн.: Проблемы эколог., геоботан., ботан. географ. и флористики. Л.: Наука, 1977, с. 5—14. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника, т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 137—330. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вестн. ЛГУ, 1966, т. 15, сер. биол., № 3, с. 56—62. — *Ипатов В. С.* Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Тарту, 1971. 55 с. — *Камелин Р. В.* О некоторых основных проблемах флорогенетики. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 6, с. 892—901. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Кожевников Ю. П.* Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей (Центральная Чукотка). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 7, с. 967—979. — *Кожевников Ю. П.* Флора и экология ландшафтов в истоках реки Кончалан. — В кн.: Биолог. и продуктивн. растит. покрова Северо-Востока. Владивосток: ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 80—130. — *Кожевников Ю. П.* Некоторые закономерности распределения растений в чукотских ландшафтах. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 3, с. 327—343. — *Куркин К. А., Матвеев А. Р.* Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, № 4, с. 54—74. — *Куркин К. А., Матвеев А. Р.* Свойства и особенности ценопопуляций как систем. — В кн.: Биолог., эколог. и взаимоотнош. ценопопуляций растений. М.: Наука, 1982, с. 27—31. — *Мазинг В. В.* Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин. — Учен. зап. Тарт. гос. ун-та, 1982, № 590, с. 3—21. — *Малышев Л. И.* Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 2, с. 182—197. — *Малышев Л. И.* Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 11, с. 1537—1550. — *Норин Б. Н.* О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 745—764. — *Норин Б. Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 170—183. — *Норин Б. Н.* Использование синузиального строения растительного покрова для флороценотического анализа геоботанических выделов. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 544—547. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Норин Б. Н.* Растительное сообщество как система. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 478—484. — *Норин Б. Н.* Фитоценологическая интерпретация растительного покрова Крайнего Севера. — В кн.: Биолог. проблемы Севера. IX Всесоюз. симпозиум: Тезисы докл., т. 1. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1981, с. 37. — *Работнов Т. А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. — Бот. журн., 1945, т. 30, № 4, с. 325—331. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения фитоценозов как систем ценотических популяций. — Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 2, с. 168—174. — *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение (на основании геоботанических исследований в Воронежской губ.). — Вестн. опытн. дела, 1924, январь—декабрь. Воронеж, с. 37—73. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г.* Учение о типах природной кормовой площади. — В кн.: Сенокосы и пастбища. М.: Сельхозгиз, 1941, с. 49—95. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем. — Докл. Инс-та геогр. Сибири и Дальн. Вост., 1968, т. 20, с. 12—22. — *Сочава В. Б.* Теоретические положения топологии степных геосистем. — В кн.: Топология степных геосистем. Л.: Наука, 1970, с. 3—12. — *Сочава В. Б.* Геотопология как раздел учения о геосистемах. — В кн.: Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974, с. 3—11. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. — *Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз. — Сов. ботаника, 1934, № 5, с. 4—18. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. — Журн. Русск. бот. общ., 1931, т. 16, № 1, с. 3—15. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. — Тр. Полярн. комис., 1932, т. 8, с. 3—130. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Ленингр. ун-т, 1974. 244 с. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Ценопопуляции* растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 134 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* О конкретной флоре и методе конкретных флор. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 761—774. — *Шенников А. П.* Дарвинизм и фитоценология. — Сов. ботаника, 1938, № 3, с. 145—160. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд. ЛГУ, 1964. 447 с. — *Шмидт В. М.* О площади конкретной флоры. — Вестн. ЛГУ, 1972, т. 3, с. 57—66. — *Шмидт В. М.* О двух направлениях развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 12, с. 1658—1669. — *Шмидт В. М.* Современные проблемы сравнительной флористики. — Вестн. ЛГУ, 1981, т. 21, с. 42—51. — *Юрцев Б. А.* Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике». — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1399—1407. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, № 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор

с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Du Rietz G. E.* Vegetationsforschung auf sozialanalitischer Grundlage. — Handb. biol. Arbeitsmeth., herausgegeben von E. Abderhalben, 1930, Bd 11, N 5, S. 293—480. — *Du Rietz G. E.* Classification and nomenclature of vegetation units 1930—1935. — Svensk Bot. Tidskr., 1936, Bd 30, N 3, S. 580—589. — *Gleason H. A.* The individualistic concept of plant association. — Bul. Torrey Bot. Club, 1926, vol. 53, p. 15—23. — *Lippmaa T.* Taimeühingute uurimise metoodika ja Eesti taimeühigute klassifikatsiooni põhijooni. — Loodusuurijate Seltsi Aruannetest, 1933, t. 39, N 1—2, S. 1—169. — *Lippmaa T.* Areal und Alterbestimmung einer Union (Galeobdolon — Asperula — Asarum — U.), sowie des Problems der Characterarten und der Konstanten. — Loodusuurijate Seltsi Aruannetest, 1938, Bd 44, N 1—2, S. 152. — *Lippmaa T.* The unistratal concept of plant communities (the unions). — Amer. Middland Naturalist, 1939, vol. 21 (1), p. 111—145.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 V 1983.

SUMMARY

Specific elementary objects of various branches of botany dealing with the vegetational cover and primary (minimal) territorial units of the vegetational cover, that are formed out of these elementary objects, are different. According to florists, the vegetational cover is a system of diffusely mixed specific populations, the minimal unit of floristic delimitation of the vegetational cover being a concrete flora (sensu A. I. Tolmachev). Ecologists interpret the vegetational cover as a system of ecobiomorphs, and consider the vegetation of separate habitats (areas) of the landscape (sensu Yu. P. Kozhevnikov) to be the minimal territorial ecological unit. Phytocoenologists used to regard the vegetational cover as a system of elementary coenotical objects — coenocells (sensu V. S. Ipatov), or synusia (sensu Du Rietz, Lippmaa et al.), or other similar formations. According to the author, a minimal territorial phytocoenotical unit is a coenotically organized phytochora. All these interpretations are reasonable, though it is necessary to delimitate the objects of various approaches and not to substitute the unique features of the established units of the vegetational cover by some other specificity of phytostroma.

УДК 005 : 581.84 : 582.89

М. Г. Пименов, Л. И. Сдобнина

НОДАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК В СЕМ. *UMBELLIFERAE*

M. G. PIMENOV, L. I. SDOBNINA. NODAL ANATOMY AS A TAXONOMIC CHARACTER IN THE FAMILY *UMBELLIFERAE*

Описана структура проводящей системы узла у 57 видов сем. *Umbelliferae*, относящихся к подсемействам *Hydrocotyloideae* (4 вида), *Saniculoideae* (4 вида) и *Apioideae* (49 видов). Основными особенностями узлов, по которым проводили их подразделение на группы, являются число лакун, число пучков листового следа, последовательность вхождения основных пучков листового следа в лакуны и наличие или отсутствие медуллярных пучков. Изученные нами виды подсем. *Hydrocotyloideae* имеют трехлакунные узлы, а виды подсемейств *Saniculoideae* и *Apioideae* — многолакунные. Среди последних в зависимости от последовательности вхождения пучков листового следа в лакуны выделены 3 основные группы. Отмечен параллелизм в развитии некоторых признаков.

Структура проводящей системы узла считается одним из важных таксономических признаков морфологии вегетативных органов высших растений, критерием, достаточно консервативным для того, чтобы его можно было бы использовать для сравнения крупных групп и фил цветковых растений. К основным особенностям нодальной анатомии относят число лакун (листовых щелей, прорывов) стели, число пучков листового следа в лакуне и характер их соединения с проводящими пучками стебля.

Основы современной нодальной анатомии заложил E. Sinnott (1914), который пришел к выводу, что каждое семейство характеризуется определенным типом строения узла. Основным признаком структуры узлов он считал число лакун и соответственно выделил 3 чаще всего встречающихся типа — одно-, трех- и многолакунные узлы. Наиболее примитивным он считал трехлакунный тип узла. P. Ozenda (1949) в пределах одного сем. *Magnoliaceae* нашел все 3 типа узлов, которые он расположил в ряд, начиная с многолакунных и кончая однолакунными. M. Marsden и I. Bailey (1955) создали классификацию узлов с учетом и числа лакун, и числа входящих в них пучков; они считали наиболее примитивным обнаруженный ими в роде *Clerodendron* четвертый тип узла — однолакунный двухпучковый. D. Pant и B. Mehra (1964) выделяют узлы безлакунные, одно- и многолакунные (число лакун $\geqslant 2$). Н. А. Анели (1962) большое значение придавал числу входящих в лакуну пучков листового следа, причем исходными могут быть, по его мнению, любые многопучковые узлы — и многолакунные, и трехлакунные, и однолакунные. А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1969) предположил существование гипотетического пятого типа трехлакунного узла — с двумя следами в срединном прорыве и одиночными следами в боковых прорывах. Тахтаджян считает этот тип узла (см.: Васильев и др., 1978) или вообще 3—5-лакунные узлы (Takhtajan, 1980) наиболее примитивными, тогда как и многолакунные, и однолакунные узлы признаются производными. С. Ф. Завалишина (1966) обратила внимание на протяженность листового следа, пучки которого, войдя в центральный цилиндр стебля, идут на некотором протяжении самостоятельно («чистые» пучки), а затем сливаются с пучками стели, образуя сложные пучки. Более примитивными узлами считаются те, которые обладают медленным образованием сложных пучков и большей протяженностью пучков листового следа.

В поисках более широкого круга таксономических признаков в сем. *Umbelliferae* мы при ревизии систематики этого семейства довольно давно и интенсивно занимались анатомией черешков. Если учитывать прямую связь васкулярной системы черешка, узла [1] и междоузлия, было естественно перейти от изучения петиолярных к исследованию нодальных признаков, тем более что на ряде примеров показаны вариабельность структуры узла в пределах семейства (Кондратьева-Мельвиль, 1956; Fahn, Bailey, 1967; Дюгаева, 1966, и др.) и даже рода (Шабес, 1966; Гараева, Юлдашев, 1978; Нинова, 1978, и др.) и его таксономическое значение на этих уровнях таксономической иерархии.

Нодальная анатомия зонтичных изучена слабо. В классической работе Sinnott (1914) было показано, что узлы сем. *Umbelliferae* относятся к числу многолакунных. Затем многолакунные узлы были описаны у *Centella asiatica* в работе G. Mitra и G. Majumdar (1952) и *Bupleurum* в работе M. Hiroe (1952). Наиболее широкое исследование, включающее 14 видов из родов *Centella*, *Hydrocotyle*, *Coriandrum*, *Oenanthe*, *Bupleurum*, *Foeniculum*, *Carum*, *Pimpinella*, *Apium*, *Cnidium*, *Peucedanum*, *Heracleum*, *Cuminum* и *Daucus*, провел S. Mittal (1961). У всех изученных видов, кроме *Hydrocotyle javanica*, узлы оказались многолакунными, однако нодальная анатомия рода *Centella* имеет много своеобразных особенностей, не свойственных видам подсем. *Apioideae*. Позже в работе D. Bounaga (1973) многолакунные (5—9) узлы были указаны еще для некоторых видов родов *Eryngium* и *Bupleurum*, а в нашей работе (Пименов, Сдобнина, 1983) описано разнообразие многолакунных узлов у среднеазиатских видов рода *Bupleurum*. Тахтаджян (1954) считает многолакунные узлы *Umbelliferae* и некоторых других семейств со стеблеобъемлющими листьями вторичными, в то время как в других семействах многолакунные узлы могут быть и примитивными.

Для исследования были отобраны объекты из всех трех подсемейств сем. *Umbelliferae* и из разных триб наиболее обширного подсем. *Apioideae*, так как в первую очередь для нас представляло интерес выяснить, различаются ли по анатомическому строению узлов подсемейства и трибы, и в меньшей степени — изменчива ли нодальная анатомия в пределах рода. Последнее изучено нами ранее на примере рода *Bupleurum* (Пименов, Сдобнина, 1983) и отчасти в данной работе на примере родов *Ferula*, *Ligusticum*, *Pimpinella*, *Peucedanum*.

Всего было исследовано 57 видов, а именно из подсем. *Hydrocotyloideae* 4 вида: *Hydrocotyle ramiflora* Maxim., *Bowlesia incana* Ruiz et Pav., *Drusa glandulosa* (Poir.) Bornm. и *Trachymene pilosa* Smith; из подсем. *Saniculoideae* — 4 вида: *Astrantia maxima* Pall., *Sanicula chinensis* Bunge, *Lagoecia cuminoides* L. и *Eryngium giganteum* Bieb.; из подсем. *Apioideae* — 49 видов, в том числе: из трибы *Scandiceae* — 4 вида: *Anthriscus ruprechtii* Boiss., *A. sylvestris* (L.) Hoffm., *Chaerophyllum roseum* Bieb., *Scandix pecten-veneris* L.; из трибы *Echinophoreae* — 1 вид: *Echinophora spinosa* L.; из трибы *Caucalideae* — 1 вид: *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm.; из трибы *Coriandreae* — 2 вида: *Bifora radians* Bieb., *Fuernrohria setifolia* C. Koch; из трибы *Smyrnieae* s. str. — 1 вид: *Smyrnium olusatrum* L.; из трибы *Cachreae* — 1 вид: *Prangos trifida* (Mill.) Herrnst. et Heyn; из трибы *Apieae* — 21 вид: *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. и род *Bupleurum* L. — 10 видов, *Froriepia subpinnata* (Ledeb.) Baill., *Aegopodium podagraria* L., *Pimpinella rhodantha* Boiss., *P. anthriscoides* Boiss., *Oenanthe javanica* (Blume) DC., *Ligusticum arafoe* Albov, *L. scothicum* L., *Tamamschjania lazica* (Boiss.) M. Pimen. et Kljuykov, *Carum carvi* L., *Ammoides pusilla* (Brot.) Breistr.; из трибы *Peucedaneae* — 14 видов: *Angelica cincta* H. Boissieu, *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol., *Peucedanum officinale* L., *P. latifolium* (Bieb.) DC., *Calestania palustris* (L.) K.-Pol., *Palimbia salsa* (L. fil.) Bess., *Ferula leucographa* Korov., *F. transiliensis* (Herd.) M. Pimen., *F. karataviensis* (Regel et Schmalh.) Korov., *Chymsidia colchica* (Albov) Woronow, *Korovinia microcarpa* (Korov.) Korov., *Ferulago galbanifera* (Mill.) Koch, *Opopanax hispidus* (Friv.) Griseb., *Lomatium nudicaule* (Pursh) Coult. et Rose; из трибы *Pastinaceae* — 3 вида: *Pa-*

---

[1] Несмотря на прямую связь проводящих пучков стебля и черешка (Howard, 1974), корреляция нодальной и петиолярной анатомии далеко не полная (Dickison, 1975).

stinaca armena Fisch. et C. A. Mey., *P. sativa* L., *Mandenovia komarovii* (Manden.) Alava; из трибы *Laserpitieae* — 1 вид: *Laserpitium latifolium* L.

Материал для исследования, собранный на участке живых растений семейства зонтичных и в теплице Ботанического сада Московского государственного университета, фиксировали в смеси спирт—вода—глицерин (1 : 1 : 1). Анализ узла проводили в базипетальном направлении. В описаниях указаны узлы хорошо развитых листьев средней зоны стебля. Серии поперечных срезов через узел и междоузлие делали бритвой от руки и окрашивали слабым водным раствором сафранина. Рисунки делали с помощью рисовального аппарата РА-6. При зарисовке узлов использовали обозначения и индексы (нумерацию), предложенные P. Gravis (1935), а именно пучки листового следа обозначали сплошной заливкой, пучки пазушного побега — мелкими точками, а у сложных пучков отмечали только контуры. Индексы: *M* — медианный (главный) пучок, *L* — латеральный, *m* — краевой, *c* — побочный.

Анатомическое строение междоузлий довольно сходно у всех изученных видов. В центральном цилиндре по его периферии в один круг расположены проводящие пучки, а между ними — часто мощные участки склеренхимы. У 7 из изученных нами видов наблюдаются медуллярные проводящие пучки. Наличие медуллярных пучков, которые известны в 55 семействах двудольных (Matcalfe, Chalk, 1950), характерно для многих зонтичных. Так, C. Metcalfe и L. Chalk (1950) отмечают их у родов *Apium*, *Cachrys*, *Cenolophium*, *Crithmum*, *Eryngium*, *Ferula*, *Laserpitium*, *Magydaris*, *Oenanthe*, *Peucedanum*, *Pimpinella*, *Silaum*, *Sium*, *Thapsia*, а Е. В. Шикторова (1960) — у всех изученных ею туркменских ферул. S. Mittal (1961) полагает, что наличие этих пучков нельзя считать примитивным признаком для *Umbelliferae*. Таксономическое значение медуллярных пучков обсуждается в работе R. Howard (1974). В ней же обращается внимание на кортикальные пучки. Последние встречаются у *Umbelliferae* значительно реже, чем медуллярные, а именно у рода *Eryngium* «однодольного облика», у *Laser trilobum* и у рода *Mulinum* (Metcalfe, Chalk, 1950), а также у *Ferula badra-kema* K.-Pol. (Шикторова, 1960).

Строение узлов у изученных видов *Umbelliferae* также имеет много черт сходства, но оно значительно вариабельнее в пределах этого семейства, чем строение междоузлий. Подавляющее большинство видов имеет многолакунные и многопучковые узлы, а протяженность пучков листового следа незначительна, так как они быстро вступают в контакт с пучками стели. Тем не менее узлы изученных нами видов *Umbelliferae* можно разделить на несколько групп, пользуясь следующими их важнейшими особенностями: 1) число лакун, 2) число пучков листового следа, 3) последовательность вхождения основных пучков листового следа в лакуны, 4) наличие или отсутствие медуллярных пучков. Кроме того, при описании выделенных групп узлов по возможности используются еще некоторые признаки, имеющие более частное значение (закрытый или открытый узел, выполненность стебля, число проводящих пучков стебля, расположение секреторных канальцев, наличие придаточных корней и др.).

I т и п. Наиболее резко отличаются по нодальной анатомии от всех других изученных нами видов представители подсем. *Hydrocotyloideae* (*Hydrocotyle ramiflora*, *Bowlesia incana*, *Drusa glandulosa*, *Trachymene pilosa*). Они имеют трехлакунные узлы. Своеобразие нодальной структуры этих видов коррелирует с другими необычными для *Umbelliferae* особенностями их морфологии — наличием в этом подсемействе видов с супротивными листьями, с придаточными корнями в узлах стелющихся по земле стеблей, упрощенным строением черешка, расположением цветков в «сциадиоидных» соцветиях в пазухах листьев (Froebe, 1977), своеобразным строением плодов и др.

У *Trachymene pilosa* (рис. 1) и *Bowlesia incana* узлы трехлакунные, пятипучковые. Первая лакуна образуется между пучками пазушной почки; в нее входит главный пучок *M* листового следа. Затем образуются лакуны в стели для пучков m_1 и m_2. В эти же лакуны включаются соответственно и пучки L_1 и L_2. В последнюю очередь в центральную лакуну стели входит пучок *M* вместе с присоединившимися к нему пучками пазушной почки. Пучки m_1 и m_2 вскоре сливаются с соседними пучками стели, а остальные пучки листового следа идут самостоятельно на протяжении одного междоузлия.

● 1   ◎ 2   ○ 3

Рис. 1. Строение узла *Trachymene pilosa*. Серия поперечных срезов через узел и междоузлие.

Здесь и на рис. 2—9: *1* — проводящие пучки листового следа: *M* — медианный (главный) пучок; L_1 и L_2 — латеральные пучки; m_1 и m_2 — краевые пучки; *2* — проводящие пучки пазушной почки; *3* — проводящие пучки стели (пронумерованы).

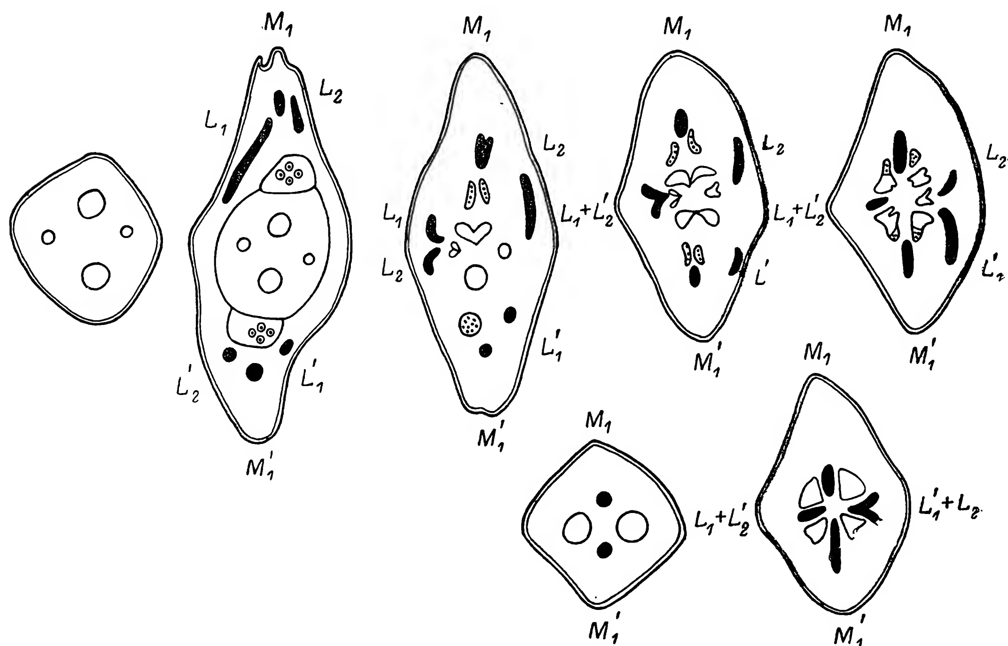


Рис. 2. Строение узла *Drusa glandulosa*.

У *Drusa glandulosa* (рис. 2) такой же трехлакунный тип узла, но в связи с супротивным расположением листьев его структура весьма своеобразна. В каждом из супротивных листьев листовой след состоит из трех пучков, в стели же имеются 4 проводящих пучка — два крупных и два мелких. Лакуны образуются в результате расщепления пучков на две части и их отхождения к соседним пучкам. Первая лакуна образуется сбоку и в нее включается пучок L_1 листового следа, а также и пучок L_2 супротивно расположенного листового следа того же узла. Затем образуется лакуна для пучка M, в которую сначала входят пучки пазушного побега, а затем главный пучок листового следа. Одновременно образуется лакуна для пучка L_2, в которую также включается пучок L_1 супротивного листового следа. Последним входит в лакуну пучок M' супротивного листового следа вместе с пучками его пазушного побега. Главные M_1 и M'_1 пучки идут самостоятельно на протяжении одного междоузлия, а остальные пучки листовых следов и стели объединяются, образуя два крупных пучка.

По сравнению с этой схемой структура узла у *Hydrocotyle ramiflora* (рис. 3) несколько усложнена. У этого вида листовой след четырехпучковый, но иногда в черешке может быть и пять пучков. После вхождения пучков листа (L_1, M_1, M_2, L_2) и пазушной почки в ткани стебля начинаются сближение и объединение пучков M_2 и L_2 листового следа в один общий пучок. Затем в результате сближения нескольких пучков стели происходит образование трех лакун. В образовавшиеся лакуны входят пучки L_1, (M_2+L_2), M_1 вместе с пучками пазушной почки. Другой особенностью узлов *H. ramiflora* является образование в них придаточных корней.

II тип. У остальных изученных видов *Umbelliferae* узлы многолакунные и многопучковые, но они отличаются друг от друга последовательностью вхождения в лакуны стели пучков листового следа. В зависимости от этого мы сочли возможным разделить все исследованные многолакунные узлы на 3 группы.

1-я группа. К этой группе относятся виды, в которых первая лакуна в стели образуется против главного пучка M, а затем уже против L_1, L_2 и более мелких пучков. Как и в других двух группах, здесь можно различить виды с медуллярными пучками и без таковых. Наличие медуллярных пучков значительно усложняет васкулярную систему узла.

У *Bupleurum thianschanicum* Freyn, *B. multinerve* DC., *Chaerophyllum roseum*, *Pimpinella rhodantha*, *Phlojodicarpus sibiricus* (рис. 4), *Laserpitium latifolium* и *Peucedanum officinale* медуллярных пучков в стебле нет. Первая лакуна в стели, как уже было отмечено, образуется против главного пучка M. В нее включается часть пучков пазушной почки, затем пучки стели объединяются по 2—3, образуя лакуны для вхождения пучков L_1, m_1 и др. Одновременно с этим начинаются образование лакун для пучков L_2, m_2 и других и их постепенное вхождение. Более крупные пучки листового следа (M, L_1, L_2, m_1, m_2), войдя в лакуны, идут самостоятельно на протяжении одного междоузлия (чистые пучки), а более мелкие пучки листового следа соединяются с соседними пучками стели, образуя сложные пучки. Чистые пучки расположены главным образом в ребрах стебля, а сложные — между ребрами. Таким образом, общее число пучков в последовательных междоузлиях остается постоянным. У *Bupleurum multinerve*, однако, пучки стели, объединившиеся по 2—3 перед образованием лакун, затем вновь расходятся.

Если в пазухе листа находится почка, то ее малочисленные пучки, как правило, входят в одну лакуну напротив пучка M, а если в пазухе листа находится побег с многочисленными проводящими пучками, то последние распределяются по нескольким лакунам стели.

Порядок вхождения пучков у *Bupleurum exaltatum* Bieb. (рис. 5), *Froriepia subpinnata*, *Korovinia microcarpa*, *Seseli condensatum* и *Peucedanum latifolium* немного иной. Их узлы отличаются от описанных узлов этой группы тем, что первые лакуны образуются между пучками веточного следа. В них по одному входят пучки листового следа, и лишь затем начинается образование лакун в стели.

Такой же порядок вхождения пучков листового следа в лакуны стели наблюдается у ряда видов с медуллярными пучками — *Ferula leucographa*, *F. transiliensis*, *F. karataviensis* (рис. 6), *Opopanax hispidus* и *Calestania palustris*.

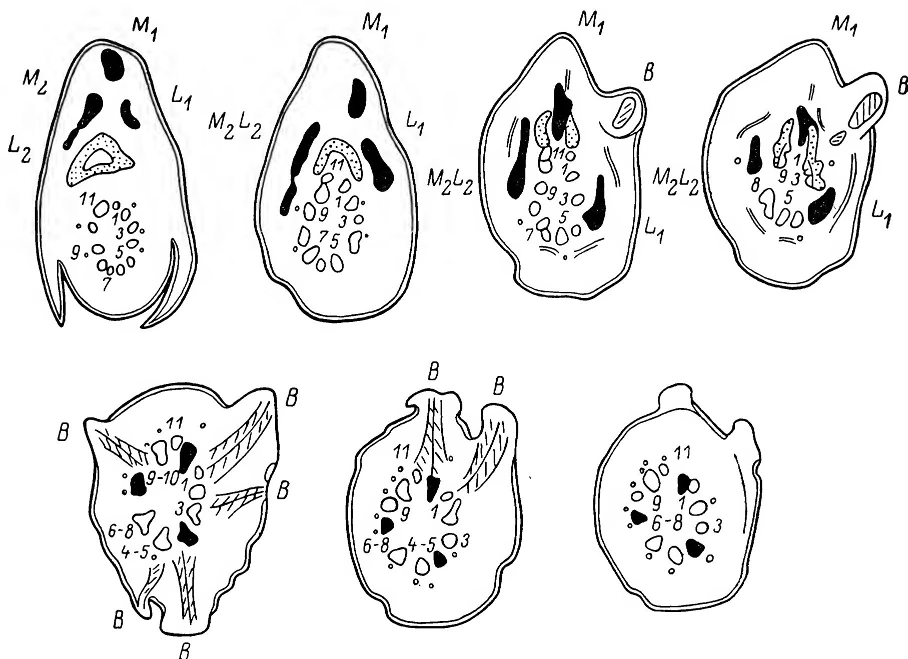


Рис. 3. Строение узла *Hydrocotyle ramiflora.*

У *F. transiliensis*, *F. karataviensis* и *Opopanax hispidus* наблюдается такое же расхождение пучков в междоузлиях, как это выше описано для *Bupleurum multinerve*.

2-я группа этого типа объединяет виды, которые отличаются от видов предыдущей группы тем, что первая лакуна в стели образуется напротив пучка L_1 листового следа, следующая лакуна — против главного пучка M, затем — против пучка L_2. В последнюю очередь входят в соответствующие лакуны более мелкие пучки — m_1, c_1, m_2, c_2 и др. К этой группе относятся узлы *Angelica cincta*, *Tamamschjania lazica*, *Pimpinella anthriscoides*, *Astrantia maxima*, *Eryngium giganteum*, *Sanicula chinensis*, *Chymsidia colchica*, *Bupleurum densiflorum* Rupr., *B. rotundifolium* L. и *Oenanthe javanica* (рис. 7), а также несколько отличающиеся от них узлы *Ammoides pusilla* и *Scandix pecten-veneris* (рис. 8).

В пределах данной группы наблюдается вариабельность некоторых мелких признаков. Так, например, у *Sanicula chinensis* и *Chymsidia colchica*, так же как у *Bupleurum multinerve* из 1-й группы, пучки стели, объединившиеся по 2—3 перед образованием лакун, затем вновь расходятся. У *Chymsidia colchica*, кроме того, при образовании лакун возникают концентрические проводящие пучки стели, которые затем вновь превращаются в коллатеральные. У *Bupleurum densiflorum* и *B. rotundifolium* в каждую лакуну входят не один, а сразу два пучка листового следа (L_1+m_1, L_2+m_2 и др.) и только главный пучок M входит в лакуну один.

У дальневосточного вида *Oenanthe javanica* были исследованы узлы не только ортотропных побегов, но и горизонтальных надземных столонов, служащих для вегетативного размножения. Характер узлов у этих двух типов стеблей оказался сходным, и различие проявляется лишь в числе пучков стели (10 у ортотропных и 8 у плагиотропных побегов).

Ammoides pusilla и *Scandix pecten-veneris* образуют в этой группе особую подгруппу; они отличаются тем, что пучки листового следа сначала объединяются с пучками пазушной почки, а затем входят в той же последовательности (L_1, M, L_2) в лакуны стели.

Во 2-й группе есть два вида из числа нами изученных, которые сочетают описанный выше порядок вхождения пучков листового следа с наличием в стебле медуллярных проводящих пучков. Это *Prangos trifida* и *Palimbia salsa*.

Весьма многочисленна по числу видов последняя, 3-я группа много-

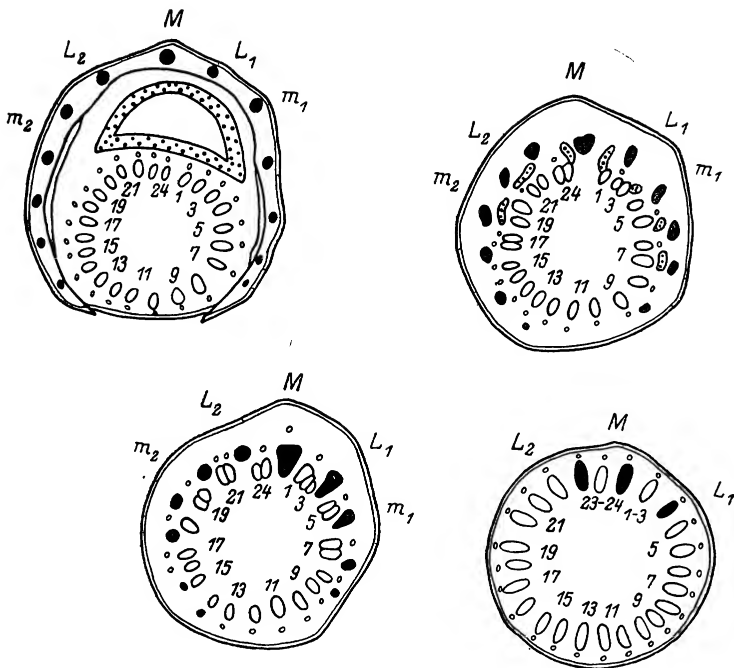


Рис. 4. Строение узла *Phlojodicarpus sibiricus.*

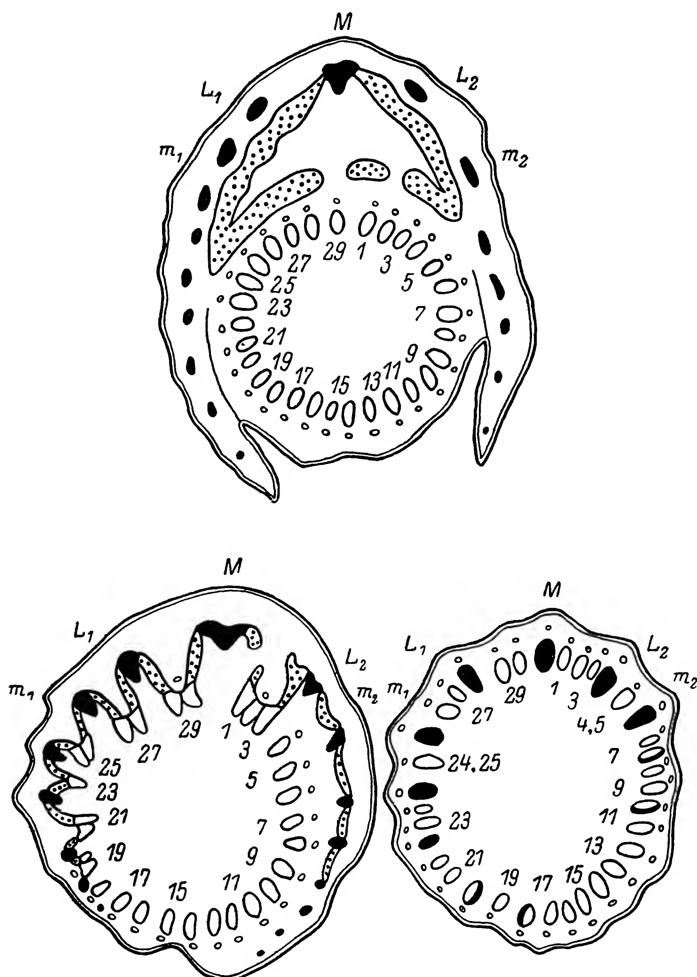


Рис. 5. Строение узла *Bupleurum exaltatum.*

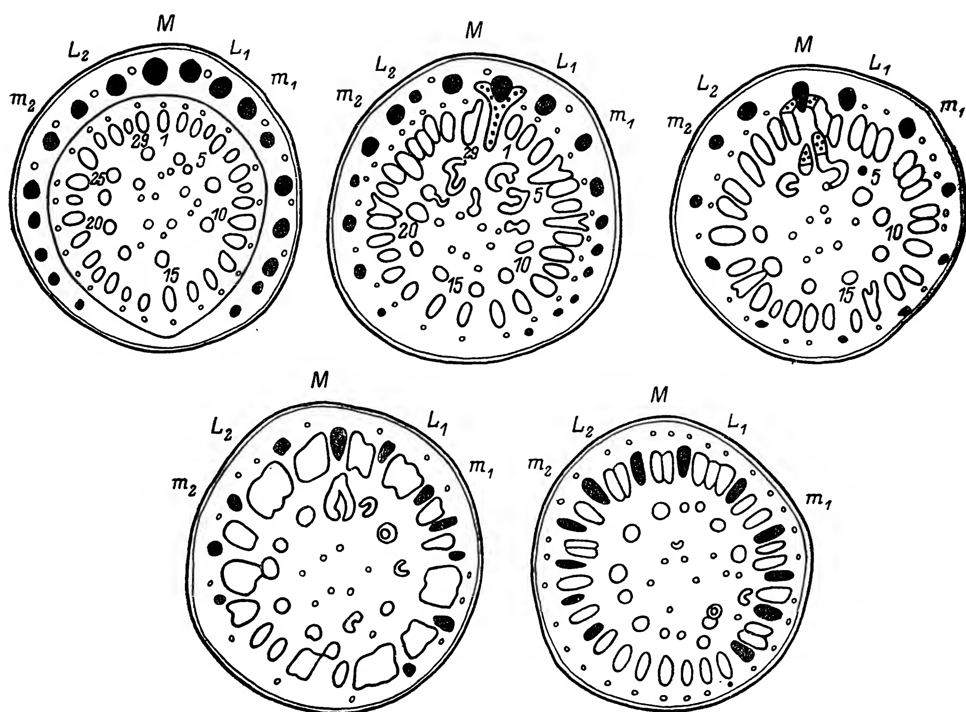


Рис. 6. Строение узла *Ferula karataviensis.*

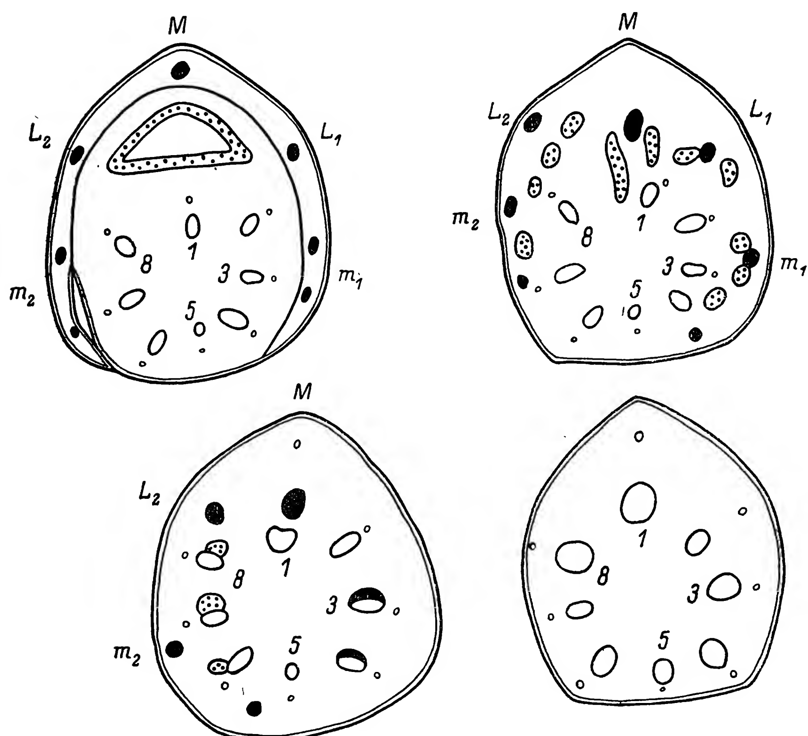


Рис. 7. Строение узла *Oenanthe javanica.*

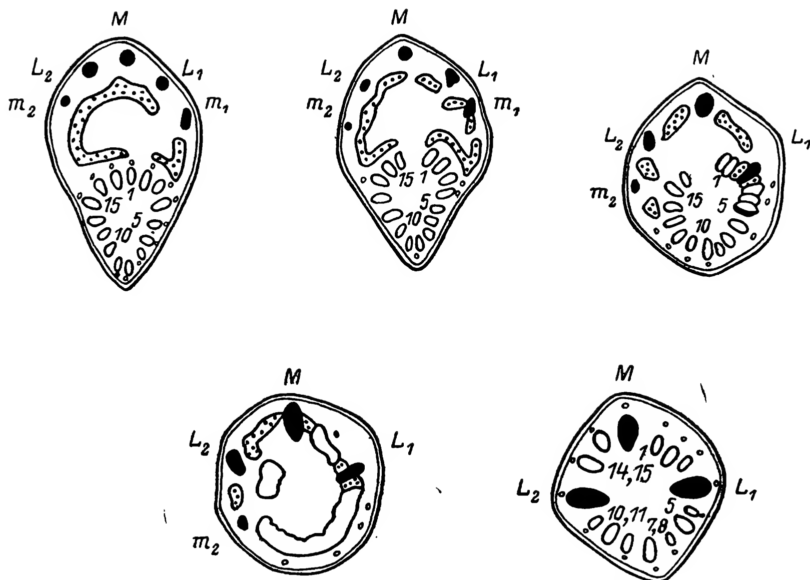


Рис. 8. Строение узла *Scandix pecten-veneris*.

Рис. 9. Строение узла *Mandenovia komarovii*.

лакунных узлов. Для видов этой группы характерно то, что сначала в стели образуются лакуны против пучков L_1, m_1, c_1, затем против L_2, m_2, c_2 и только в последнюю очередь — против главного пучка M. К этой группе из числа изученных нами видов относятся *Bifora radians*, *Carum carvi*, *Ligusticum arafoe*, *L. scothicum*, *Ferulago galbanifera*, *Mandenovia komarovii* (рис. 9), *Pastinaca armena*, *P. sativa*, *Turgenia latifolia*, *Smyrnium olusatrum*, *Anthriscus ruprechtii*, *A. sylvestris*, *Fuernrohria setifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Lomatium nudicaule*.

В таблице представлена схема классификации изученных нами узлов зонтичных. Она демонстрирует, в частности, что в развитии васкулярной анатомии узла *Umbelliferae* можно ясно проследить параллелизм появления отдельных признаков (например, порядок вхождения пучков листового следа и наличие

Разнообразие васкулярной системы узлов у представителей сем. *Umbelliferae*

Тип и группа	Число лакун	Число пучков листового следа	Порядок вхождения пучков листового следа	Стебли: без медуллярных пучков		Стебли: с медуллярными пучками
I, 1	3	3	L_1, L_2, M	*Bowlesia incana* *Drusa glandulosa* *Trachymene pilosa* *Hydrocotyle ramiflora*		
I, 2 II, 1	3 >3	4 >4	L_1, M_2+L_2, M_1 M, L_1, L_2	а) *Bupleurum thianschanicum* *B. multinerve* *B. ferganense* *B. commutatum* *B. aureum* *B. gulczense* *B. aitchisonii* *Chaerophyllum roseum* *Pimpinella rhodantha* *Phlojodicarpus sibiricus* *Laserpitium latifolium* *Peucedanum officinale* *Lagoecia cuminoides*	б) *Bupleurum exaltatum* *Froriepia subpinnata* *Korovinia microcarpa* *Seseli condensatum* *Peucedanum latifolium*	*Ferula leucographa* *F. transiliensis* *F. karataviensis* *Opopanax hispidus* *Calestania palustris*
II, 2	>3	>4	L_1, M, L_2	а) *Angelica cincta* *Tamamschjania lazica* *Pimpinella anthriscoides* *Chymsidia colchica* *Bupleurum densiflorum* *B. rotundifolium* *Oenanthe javanica* *Astrantia maxima* *Eryngium giganteum* *Sanicula chinensis*	б) *Ammoides pusilla* *Scandix pecten-veneris*	*Prangos trifida* *Palimbia salsa*
II, 3	>3	>4	L_1, L_2, M	а) *Bifora radians* *Carum carvi* *Ligusticum arafoe* *Ferulago galbanifera* *Mandenovia komarovii* *Pastinaca armena* *P. sativa* *Turgenia latifolia* *Smyrnium olusatrum* *Anthriscus ruprechtii* *A. sylvestris* *Fuernrohria setifolia* *Lomatium nudicaule* *Echinophora spinosa*	б) *Ligusticum scothicum*	*Aegopodium podagraria*

в стебле медуллярных пучков), варьирующих в значительной степени независимо.

Полученные данные позволяют сделать некоторые выводы о приуроченности определенных типов структуры узла к выделяемым в системах *Umbelliferae* внутрисемейственным группам — подсемействам, трибам и родам, а также о таксономическом значении нодальных признаков.

Наш материал в первую очередь делится на две большие группы: 1) *Hydrocotyloideae* и 2) *Saniculoideae* и *Apioideae*. У *Hydrocotyloideae* узлы трехлакунные, а вариант, встреченный у *Hydrocotyle ramiflora* (трехлакунный четырехпучковый), ближе других к тому, который считается самым примитивным в упомянутой выше схеме Тахтаджяна. Однако он не совсем соответствует указанному на этой схеме, поскольку два пучка входят не в центральную, а в одну из боковых лакун. Если придерживаться точки зрения Sinnott (1914), которую на материале *Umbelliferae* поддерживает и Mittal (1961), то изученные нами узлы *Hydrocotyloideae* надо считать более примитивными, а многолакунные узлы — более продвинутыми (Тахтаджян, 1954; Takhtajan, 1980). Следует, однако, отметить, что такой тип узла характерен не для всех *Hydrocotyloideae*. Исключение составляет описанное Mittal строение узла *Centella asiatica*, который относится к типу многолакунных, но, по данным Mittal, не аналогичен многолакунным узлам *Saniculoideae* и *Apioideae*. В нашем материале не было *Hydrocotyloideae* с многолакунными узлами. Обсуждая этот вопрос следует заметить, что в последних работах H. Froebe (1977) дается новая трактовка соцветия таких видов, как *Centella asiatica*, и с этой точки зрения, узлы этого вида не гомологичны узлам вегетативных побегов, которые мы и другие авторы изучали у *Saniculoideae* и *Apioideae*.

Подсемейства *Saniculoideae* и *Apioideae* по нодальной анатомии не различаются, хотя у видов подсем. *Apioideae* строение узлов более разнообразно. В подсем. *Apioideae* одни трибы более вариабельны по нодальным признакам, чем другие. К числу неоднородных по изученному признаку триб принадлежат *Apieae* и *Peucedaneae*, в каждой из которых встречены все три группы многолакунных многопучковых узлов. Однако виды с медуллярными пучками принадлежат почти исключительно к трибе *Peucedaneae* и в первую очередь — это виды рода *Ferula* и близкого к нему рода *Palimbia*, а также некоторые виды рода *Peucedanum* s. l. Ранее было описано (Pavlovič e. a., 1980) наличие таких пучков в стебле *P. oreoselinum*; мы обнаружили их у близкого, выделенного из *Peucedanum* рода *Calestania*, но они не характерны для типового вида *P. officinale* и для *P. latifolium*. Возможно, данный признак может быть использован при таксономическом анализе всего сложного цикла *Peucedanum* s. l.

Однородными по нодальной анатомии оказались трибы *Coriandreae* (2 рода, 2 вида) и *Pastinaceae* (2 рода, 3 вида), хотя в обеих трибах нами были выбраны для исследования достаточно контрастные роды. Все изученные виды этих триб можно отнести только к группе II, 3. Наоборот, в трибе *Scandiceae* отличаются по нодальной анатомии все три изученных нами рода: *Anthriscus*, узлы двух видов которого относятся к II, 3 группе, *Scandix* (группа II, 2) и *Chaerophyllum* (группа II, 1). Остальные трибы (*Echinophoreae*, *Smyrnieae* s. str., *Cachreae*, *Laserpitieae*) были представлены в нашем исследовании каждая одним видом, что не позволяет пока высказать какого-либо мнения о вариабельности в них нодальных признаков. Заслуживает быть отмеченным, пожалуй, лишь наличие у рода *Prangos* медуллярных пучков в стебле, поскольку все остальные виды с такими пучками были найдены нами в трибах *Peucedaneae* и *Apieae*. Этот факт интересен в связи со сходством жизненной формы рода *Prangos* и многих видов рода *Ferula*, а также практически идентичным в этих двух родах анатомическим строением черешков при резко различающемся строении плодов.

Число видов и родов, изученных нами, очень мало по сравнению со всем многообразием зонтичных даже в пределах флоры СССР. В нашем материале представлены не все трибы; например, у нас не было возможности изучить узлы представителей интереснейшей трибы *Hohenakerieae*. Тем не менее уже из полученных описаний узлов, а также немногочисленных литературных данных о нодальной анатомии зонтичных может быть сделан вывод о целесообразности изучения этой группы признаков у *Umbelliferae* с целью их использования в си-

стематике семейства и его отдельных родов. Нам представляется также желательным проследить на широком материале распространение в сем. *Umbelliferae* медуллярных проводящих пучков стебля, тем более что это исследование несравненно менее трудоемко, чем детальное изучение узлов.

Авторы признательны Р. П. Барыкиной и Л. И. Лотовой за замечания в процессе подготовки данной работы к публикации.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы и систематика растений: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Тбилиси, 1962. 21 с. — *Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И.* Ботаника. Анатомия и морфология растений. Учебное пособие для биологических специальностей педагогических институтов. М.: Просвещение. 1978. 480 с. — *Гараева Ф. З., Юлдашев С. Х.* Анатомическая структура узлов некоторых представителей родов *Gossypium* L. и *Hibiscus* L. — Узб. биол. журн., 1978, № 2, с. 43—45. — *Дюгаева Т. М.* О строении листа, междоузлия и узла некоторых видов семейства *Cucurbitaceae*. — Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 1966, т. 310, с. 287—289. — *Завалишина С. Ф.* О строении узлов у некоторых травянистых двудольных и однодольных растений. — Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 1966, т. 310, с. 167—194. — *Кондратьева-Мельвиль Е. А.* О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 9, с. 1273—1292. — *Нинова Д. Н.* Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. II. Лист, стебель, листовой след. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 3, с. 399—404. — *Пименов М. Г., Сдобнина Л. И.* Среднеазиатские виды рода *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 1, с. 137—156. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 215 с. — *Шабес Л. К.* Значение анатомического строения видов сверции семейства *Gentianaceae* для систематики рода. — Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 1966, т. 310, с. 261—262. — *Шикторова Е. В.* Фармакогностическое изучение некоторых туркменских ферул. — Тр. Лен. хим. фарм. ин-та, Вопросы фармакогнозии, 1960, т. 12, с. 111—118. — *Bounaga D.* Noeudes, traces gemmeres et morphogenèse. — Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 12, 1973, т. 14, p. 1—32. — *Dickison W. G.* The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. — Ann. Missouri Bot. Gard., 1975, vol. 62, N 3, p. 590—620. — *Fahn A., Bailey I. W.* The nodal anatomy and primary vascular cylinder of the *Calycanthaceae*. — J. Arnold. Arb., 1967, vol. 38, N 1, p. 107—125. — *Froebe H. A.* New aspects in the systematics of the *Bowlesiinae* using flavonoid patterns, inflorescence and fruit structure. — Act. 2 Symp. Int. Umbellifères. Perpignan, 1977, p. 609—621. — *Gravis P.* Théorie des traces foliaires. Recueil de quelques travaux d'anatomie végétale exécutes à Liége de 1924—1935. Bruxelles, 1936. 61 p. — *Gupta M. L., Bhamie S.* Studies in *Lamiaceae*. 1. The node. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1977, vol. 86, N 5, p. 281—286. — *Hiroe M.* *Bupleurum* of Japan. — Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 1952, vol. 14, N 5, p. 142—146. — *Howard R. A.* The stem-node-leaf continuum of the dicotyledons. — J. Arnold. Arb., 1974, vol. 55, N 2, p. 125—173. — *Marsden M. P. F., Bailey I. W.* A fourth type of nodal anatomy in dicotyledons, illustrated by *Clerodendron trichotomum* Thunb. — J. Arnold. Arb., 1955, vol. 36, N 1, p. 1—50. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons, vol. 1. Oxford, 1950. 724 p. — *Mitra G. C., Majumdar G. S.* The leaf-base and internode — their true morphology. — Paleobotanist, 1952, vol. 1, p. 351—367. — *Mittal S. P.* Studies in the *Umbellales*. II. The vegetative anatomy. — J. Ind. Bot. Soc., 1961, vol. 40, N 3, p. 424—443. — *Ozenda P.* Recherches sur la dicotyledones apocarpiques. Contribution à l'étude des angiospermes dites primitives. Paris: Masson, 1949. 183 p. — *Pant D. D., Mehra B.* Nodal anatomy in retrospect. — Phytomorphology, 1964, vol. 14, N 3, p. 384—387. — *Pavlovič S., Jancič R., Kuznjetzova G. A.*, e. a. Anatomical structure, ecological properties and active substances of the plant species *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench. — Acta Biol. Med. Exp. (SFRJ), 1980, vol. 5, N 1, p. 37—42. — *Sinnott E. W.* Investigation on the phylogeny of angiosperms. I. The anatomy of node as an aid in the classification of angiosperms. — Amer. J. Bot., 1914, vol. 1, p. 303—322. — *Takhtajan A.* Flowering plants: origin and dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969. 310 p. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359.

Московский государственный университет,
Пензенский государственный педагогический институт.

Получено 2 IV 1981.

SUMMARY

The structure of the vascular system of nodes in 54 *Umbelliferae* species belonging to all three subfamilies — *Hydrocotyloideae* (4), *Saniculoideae* (3), and *Apioideae* (47) is described. The important diagnostic and taxonomic nodal characters in the *Umbelliferae* are: 1) the number of the lacunae; 2) the number of the vascular bundles of the leaf trace; 3) the mode of entering of leaf trace bundles in the lacunae; 4) presence or absence of medullar vascular bundles. The *Hydrocotyloideae* species with trilacunar nodes differ sharply from other *Umbelliferae* with multilacunar nodes. The species of the *Saniculoideae* and *Apioideae* are divided into 3 nodal groups. Parallelism in the development of nodal characters in the *Umbelliferae* is observed.

УДК 581.522.4 : 582.542.1

Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ АДАПТИВНОЙ СТРАТЕГИИ *FESTUCA OVINA* (*POACEAE*) В ЛИШАЙНИКОВОМ СОСНЯКЕ

Yu. I. SAMOILOV, T. N. TARKHOVA. SOME FEATURES OF ADAPTIVE STRATEGY OF *FESTUCA OVINA* (*POACEAE*) IN THE LICHEN PINE FOREST

Рассмотрены особенности адаптивной стратегии *Fectuca ovina* на начальных и заключительной стадиях посткатастрофической сукцессии лишайникового сосняка: репродуктивная стратегия, морфологические адаптации, строение ценопопуляций, пространственное распределение. Показано, что после нарушения (рубки, беглого низового пожара) овсяница овечья проявляет стратегию виолента, часто играя роль эдификатора нижних ярусов. По мере восстановления покрова кустистых лишайников жизненность овсяницы все более понижается. Однако пластичность морфологии этого вида и расчленение популяций на разновозрастные локусы за счет концентрации подроста в просветах лишайникового ковра обеспечивают длительное сохранение овсяницы и после смыкания лишайников. На этой стадии овсяница овечья переходит в положение фитоценотического патиента (стресс-толерантного вида).

Под стратегией жизни вида понимается «совокупность приспособлений (свойств, черт), обеспечивающих ему возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем биоценозе» (Работнов, 1975 : 6). Стратегия жизни, или адаптивная стратегия (Levins, 1968; Grime, 1974, 1978; Valentine, 1975, и др.), — емкое понятие. Сюда относятся особенности размножения, морфологии, жизненного цикла, строения ценопопуляций, пространственного распределения особей (Работнов, 1975, 1976; Смирнова, 1980).

В конкретном типе сообществ реализуются не все приспособительные возможности вида, т. е. каждый вид обладает некоторым набором тактик, позволяющим ему варьировать свое поведение в соответствии с экологическими и биоценотическими условиями (Harper, Ogden, 1970). Это приводит к заключению, что стратегия жизни вида может быть полностью изучена только при исчерпывающем охвате его эколого-фитоценотического диапазона во всем географическом ареале.

Цель нашей работы — охарактеризовать лишь те особенности адаптивной стратегии овсяницы овечьей *Festuca ovina* L., которые этот вид использует на местообитаниях лишайниковых сосняков, и в первую очередь — при взаимодействии с лишайниковым покровом. Материалы были собраны в 1975—1980 гг. при полустационарном исследовании сосняков на древних дюнах восточного побережья Ладожского озера (Олонецкий р-н Карельской АССР).[1]

Овсяница овечья повсеместно распространена в лесной зоне, но заходит и в степные районы Украины, боры Полесья, на Кавказ. Олиготрофность, ксероморфное строение, ярко выраженное светолюбие (Смирнов, 1945; Серебрякова, 1968) определяют ее приуроченность к сообществам бедных песчаных почв с недостаточным увлажнением: осветленным сосновым борам, вырубкам, пустошным суходольным лугам. Таким образом, сосновые боры на песках (реже на скалах) — местообитания, характерные для овсяницы овечьей и в то же время для кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и др.).

[1] В сборе и обработке материалов принимали участие С. Г. Аверинцева и К. В. Мельницкая, которым авторы выражают искреннюю благодарность.

Геоботаническая литература по лишайниковым борам весьма обширна, но тем не менее в ней отсутствуют какие-либо данные о взаимодействии овсяницы с синузией лишайников. Отдельные указания на увеличение роли овсяницы при вытаптывании лишайникового покрова (Ниценко, 1960; Василевич, 1962), о распространении ее на вырубках и гарях позволяют предположить, что в результате воздействия лишайников происходит угнетение овсяницы. Чередование фаз с участием *Festuca ovina* и лишайниковых фаз, описанное A. Watt (1947), свидетельствует о том же.

Сосновые леса в районе нашего исследования расстроены рубками и неоднократно горели. Видимо, с этим связано широкое распространение в них овсяницы овечьей. Наблюдения за ее состоянием и ролью в травяно-кустарничковом ярусе на разных стадиях посткатастрофической сукцессии дали возможность выявить некоторые закономерности взаимоотношений овсяницы с напочвенными синузиями в динамике. В большинстве нарушенных участков календарный возраст ценопопуляций овсяницы примерно одинаков (25—30 лет), поэтому их различия, обусловленные фитоценотически, выступают особенно четко.

Как известно, процесс восстановления напочвенного покрова лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняков после пожара (или рубки) можно разбить на несколько стадий (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960): пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и др.), господства *Polytrichum piliferum*, господства бокальчатых и трубчатых кладоний (*Cladonia deformis*, *C. cornuta*, *C. pyxidata*, *C. gracilis* и др.) и, наконец, стадию господства кустистых лишайников. Поскольку уже на политриховой стадии появляются отдельные дернинки кустистых лишайников, их обилие может рассматриваться как индикатор положения участка в сукцессионном ряду. Исходя из этого, на серии разновозрастных участков была вычислена связь проективного покрытия *Festuca ovina* с покрытием кладин (площадки по 25 м^2), показывающая изменение роли овсяницы во времени. Эта связь, по нашим данным (n=63), близка к прямолинейной и оценивается коэффициентом корреляции $r=-0.58$ (P=0.001). Покрытие овсяницы, высокое на политриховой стадии (до 35—50%), ко времени полного восстановления лишайникового ковра снижается в среднем до 12%.

Корреляция между покрытием овсяницы и лишайников на площадках 0.25—0.1 м^2, заложенных в пределах участков, где средняя проекция лишайников превышает 60%, характеризует итог взаимодействия в пространстве. Однако тип связи не изменяется — она тоже прямолинейная отрицательная. Для трех разных выборок по 50—119 площадок 0.1 м^2 получены коэффициенты корреляции —0.42, —0.43, —0.44 (P=0.001), а для выборки из 30 площадок по 0.25 м^2 $r=-0.78$ (P=0.001).

Казалось бы, такая связь должна однозначно интерпретироваться как результат пространственного исключения. Но оказывается, что численность взрослых особей овсяницы не коррелирует с покрытием лишайникового ковра. Даже в противоположных концах сукцессионного ряда можно наблюдать почти одинаковую численность овсяницы: на участке с покрытием *Polytrichum piliferum* 80% и *Cladina arbuscula* 2% насчитывалось 58.87 ± 3.02 особи *Festuca ovina* на 1 м^2, а на участке с 79% *Cladina arbuscula*+*C. rangiferina* — 53.33 ± 5.54 взрослых особей на 1 м^2 ($t=1.04 < t_{.05}$). Следовательно, с развитием лишайникового покрова должны уменьшаться размеры особей овсяницы овечьей, понижаться ее жизненность.

Festuca ovina имеет плотнодерновинную (типичную) и рыхлокустовую жизненные формы, особенности онтогенеза которых подробно описала Т. И. Серебрякова (1968). Обычно указывается, что рыхлокустовые особи формируются в затененных, влажных местообитаниях, в частности в зеленомошных сосняках (Маевский, 1954; Серебрякова, 1968). Наблюдавшиеся нами аналогичные изменения морфологии вызваны микроклиматическим влиянием исключительно лишайникового ковра. Этим объясняется постоянное соседство на одном участке плотнодерновинных, целого спектра промежуточных и рыхлокустовых растений овсяницы.

Возникновение рыхлокустовой формы можно представить следующим образом. Овсяница овечья поселяется на гари или вырубке раньше кустистых ли-

шайников и развивается по свойственному ей плотнодерновинному типу. Когда в процессе разрастания и смыкания лишайниковые дернины «надвигаются» на некоторые особи овсяницы, последние начинают образовывать удлиненные наземные побеги («ложные корневища», по Серебряковой, 1968) и по мере усиления контакта приобретают рыхлокустовую форму. Действительно, доля рыхлокустовых особей почти функционально связана с проекцией лишайниковых дернин: дифференцированный по форме роста учет овсяницы на 8 участках (по 160—260 особей) показал корреляцию между этими величинами $r=+0.91$ ($P=0.001$). Образование удлиненных побегов, всегда направленных в сторону «просветов», способствует сохранению популяции овсяницы в жестких условиях лишайникового ковра, хотя превращение дерновинных особей в рыхлокустовые и сопровождается снижением роста.

Для исследования деталей процесса взаимодействия синузий овсяницы овечьей и кустистых лишайников в разреженном лишайниковом сосняке, горевшем около 25 лет назад, в 1975 г. был заложен участок площадью 6.25 м^2 (1.25×5.0 м). На участке были закартированы в масштабе 1 : 5 дернины кустистых лишайников и все особи овсяницы овечьей, причем местоположением растущих из-под лишайников рыхлокустовых особей считалась точка укоренения каждого парциального куста. Затем лишайниковый покров был удален и закартировано первоначальное положение особей овсяницы, т. е. центры, откуда расходятся удлиненные побеги. Кроме того, были нанесены на план многочисленные отмершие особи овсяницы, обнаруженные под лишайником. Все живые особи, предварительно пронумерованные, были выкопаны, взвешены и проанализированы: определены жизненная форма, численность живых (отдельно вегетативных и генеративных) и отмерших побегов. В последующие годы участок использовали для наблюдений за процессом восстановления живого покрова.

Анализ особей, собранных с участка, преследовал две цели: получить характеристику разных возрастных групп овсяницы и выявить зависимость возрастного спектра ее популяции от степени развития лишайникового покрова.

Для выделения возрастных групп использовали 3 признака: общее число живых побегов, доля генеративных побегов и отношение числа отмерших побегов к числу живых. Кривая распределения особей по числу живых побегов обнаружила наличие трех достоверных пиков, свидетельствующих о возможности разделения популяции на три части. Было принято, что первый пик соответствует имматурным (im), виргинильным (v) и молодым генеративным (g_1) особям, второй — средневозрастным генеративным (g_2), третий — старым генеративным (g_3). Поскольку увеличение доли отмерших побегов и одновременное уменьшение доли генеративных побегов означают старение особи и снижение ее жизненности («Ценопопуляции растений. . .», 1976), то, учитывая эти признаки, удалось разделить все особи с участка по возрастным группам.

На рис. 1 показано, как меняется от одного возрастного состояния к другому соотношение средней численности живых побегов, доли отмерших и доли генеративных побегов. Предварительное разделение особей по характеру роста на плотнодерновинные и рыхлокустовые позволило обнаружить, что первые на всех стадиях онтогенеза отличаются более высокой жизненностью — у них гораздо меньше побегов отмирает и постоянно выше процент генеративных. По изученным показателям разница между морфобиологическими формами увеличивается с возрастом. В состоянии g_1 достоверна лишь разница по численности отмерших побегов, в то время как у особей, отнесенных к g_2 и g_3, формы роста различаются по всем биометрическим параметрам (табл. 1). Снижение уровня жизненности овсяницы при контакте с лишайником приводит к появлению особей с сокращенным жизненным циклом. В ряде случаев наблюдалось выпадение генеративной фазы, т. е. переход из виргинильного состояния в субсенильное (ss_c), в других — переход из состояния g_1 непосредственно в g_{3c} (рис. 1). Однако, несмотря на явную угнетенность рыхлокустовых особей, в составе ценопопуляции отсутствуют субсенильные и сенильные растения с полным циклом развития. Видимо, в данных условиях овсяница овечья сохраняет способность к репродукции вплоть до гибели. По календарному возрасту (20—22 года) самые старые особи не достигли предела длительности жизни.

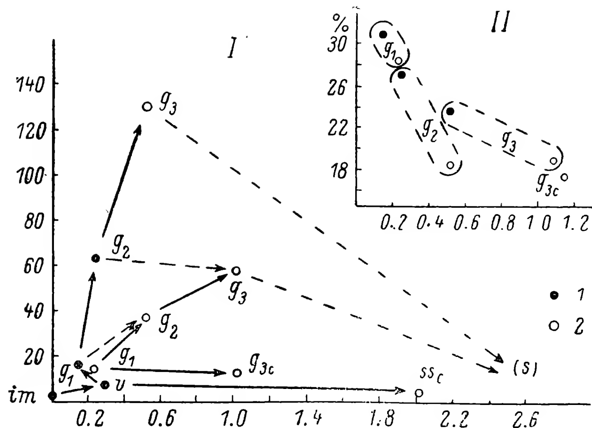


Рис. 1. Средние соотношения отмерших, всех живых и живых генеративных побегов у разных возрастных групп популяции *Festuca ovina*.

По осям абсцисс — величина отношения числа мертвых к числу живых побегов; *по осям ординат*: *I* — число живых побегов, *II* — доля (в %) генеративных от общего числа живых побегов; *1* — плотнодерновинные, *2* — рыхлокустовые особи. *Стрелками* показаны пути онтогенеза (*штриховые* стрелки — менее вероятные переходы).

Отмирание овсяницы происходит в результате смыкания лишайникового покрова и вследствие этого определяется не столько возрастом растений, сколько местоположением их относительно дернин лишайника. В просветах лишайникового ковра было 357 живых и ни одной мертвой особи, тогда как под ним — 316 мертвых.

Общий характер возрастного спектра исследуемой ценопопуляции *Festuca ovina* можно представить по данным табл. 1. Даже если условно присоединить группу старых генеративных с сокращенным циклом g_{3c} к субсенильным ss_c, относительное участие виргинильных, генеративных и сенильных особей будет соответствовать ценопопуляции нормального типа.

Чтобы выяснить, как изменяется возрастной спектр под воздействием лишайникового покрова, мы разбили участок на 10 полос шириной 0.5 м и, воспользовавшись планом, вычислили проекцию кустистых лишайников в каждой полосе. Для полос с покрытием лишайников от 50 до 70% был составлен один возрастной спектр овсяницы (*А*), для полос с покрытием 79—93% — второй (*Б*) (рис. 2). Несмотря на различия, оба спектра можно отнести к нормальному типу, хотя первый из них (рис. 2, *А*) скорее характерен для молодой нормальной ценопопуляции. Однако, принимая во внимание низкую жизненность особей (в том числе виргинильных) и постоянное отмирание стареющей части популяции, вызванное внешними стрессовыми факторами (угнетение кустистыми лишайниками), такое заключение следует признать ошибочным. Рассматриваемая ценопопуляция овсяницы овечьей в обеих своих частях (*А* и *Б*) представляет ложно-зрелую ценопопуляцию в понимании А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969).

ТАБЛИЦА 1

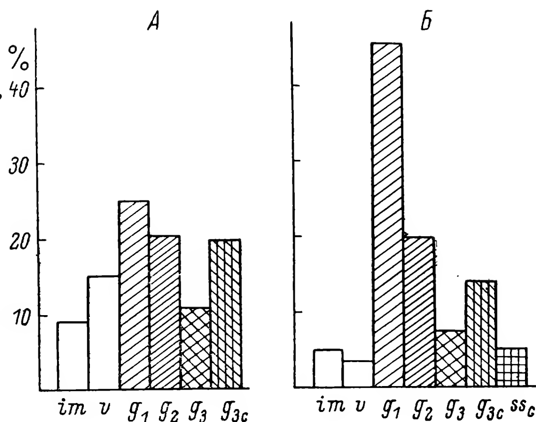
Биометрические характеристики возрастных состояний *Festuca ovina* на закартированном участке 5×1.25 м

Возрастные состояния и форма роста особей		Число особей	Сухая масса особи, г			Число побегов: живых			Число побегов: отмерших		
			$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	t	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	t	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$	t
im		18	0.07	0.03		3.50	0.48		0		
v	дерновинные	19	0.25	0.03		8.89	1.19		1.95	0.42	
g_1	дерновинные	48	0.72	0.08	0.80	17.23	1.76	0.88	1.92	0.32	3.58
	рыхлокустовые	59	0.81	0.08		15.42	1.04		3.62	0.35	
g_2	дерновинные	29	3.01	0.21	3.07	64.55	4.12	5.43	14.21	1.66	2.34
	рыхлокустовые	25	2.18	0.17		38.56	2.43		18.92	1.13	
g_3	дерновинные	14	8.51	1.16	3.60	130.21	13.40	5.23	63.00	8.71	0.49
	рыхлокустовые	18	4.14	0.36		57.16	3.91		58.11	4.64	
g_{3c}	рыхлокустовые	40	0.88	0.07		12.69	0.94		13.60	0.89	
ss_c		15	0.32	0.07		5.67	1.18		7.13	1.58	

Примечание. При составлении таблицы не учитывалась одна краевая полоса (0.5 × 1.25 м) из-за обилия *Polytrichum juniperinum*.

Рис. 2. Возрастные спектры популяции *Festuca ovina* на одном участке при разном покрытии кустистых лишайников.

А — при покрытии лишайников от 50 до 70%, *Б* — при покрытии от 79 до 93%.



При сходстве в общих чертах возрастные спектры *А* и *Б* заметно различаются в деталях. Прежде всего это касается соотношения численностей живых и отмерших особей: в части *А* на 137 живых приходится 76 мертвых (1 : 0.55), в части *Б* отношение 213 : 210 (1 : 1). Так как в части *А* среднее покрытие лишайников 62, а в части *Б* — 87%, степень отмирания овсяницы действительно контролируется сомкнутостью лишайникового покрова. Кроме того, среди особей, объединенных в группу *А*, плотнодерновинные составляют 49.6, а в группе *Б* — только 37.1% (t=2.31 $> t_{.05}$). В группе генеративных особей доли дерновинных почти одинаковы: в *А* их 35.6, в *Б* — 34.8%, т. е. разница возникает за счет молодых (имматурных и виргинильных) растений овсяницы, которым всегда присуща дерновинная форма роста. Разная степень участия молодых особей хорошо видна при сравнении возрастных спектров (рис. 2) — в этом заключается наиболее существенное расхождение последних.

Таким образом, с проективным покрытием кустистых лишайников связано и возобновление популяции овсяницы. По данным раздельного учета, на упоминавшихся 10 полосах участка корреляция между численностью молодых особей и проекцией промежутков в лишайниковом покрове очень высока — r=+0.94 (P=0.001).

В связи с этим рассмотрим подробнее репродуктивную тактику *Festuca ovina* в ходе сукцессии на местообитаниях лишайниковых сосняков.

На вырубке возобновление овсяницы обеспечивается как за счет запаса жизнеспособных семян в почве, так и благодаря обсеменению сохранившихся взрослых растений. Сдирание напочвенного покрова, подстилки и горизонта A_0 и снос органических остатков (и семян) дождевыми и талыми водами в понижения микрорельефа оказываются весьма благоприятными для овсяницы. В таких условиях рост и репродуктивная мощность взрослых особей усиливаются, а подрост уже на 2-й год развивается в крупные темно-зеленые дерновины с обилием генеративных побегов. На 3-летней вырубке средняя масса одной генеративной особи составляет 40.3±4.9 г (в воздушно-сухом состоянии), тогда как аналогичные по возрастному состоянию особи, взятые из промежутков лишайникового покрова на 30-летней гари, имеют среднюю массу 8.0±0.6 г. Вспышка развития овсяницы на свежих вырубках создает избыточный запас семян — порядка 200 тыс. на 1 м² (табл. 2). В это время численность подроста овсяницы невелика — 76.6±9.5 на 1 м², но благодаря его высокой жизненности плотность популяции быстро возрастает.

На стадии господства *Polytrichum piliferum* на площадке в 1 м² насчитывалось 363 ювенильные особи овсяницы. Судя по численности виргинильных растений, обнаруженных на этом участке в следующем году (54.4±8.7), выживаемость подроста становится ниже. Интересно, что именно на этой стадии сукцессии обнаружена максимальная плотность подроста овсяницы: 4055 проростков и ювенильных особей на 1 м², причем на одной из учетных площадок в 100 см² их было 119.

По мере развития покрова кустистых лишайников численность подроста овсяницы неуклонно падает. Как следует из данных табл. 2, это происходит не из-за недостатка семян. Причина заключается в сокращении свободной площади — в дернинах кустистых кладин возобновление овсяницы невозможно. На участке с покрытием лишайников 75% оказалось всего 6.0±1.6 ювенильных особей, а при средней проекции лишайников 80% — соответственно 3.5±0.9

ТАБЛИЦА 2

Показатели семенной продуктивности особей и ценопопуляций *Festuca ovina* на разных стадиях демутации

№ п./п.	Параметрические характеристики овсяницы овечьей	Состояние напочвенного покрова		
		разрушенный (3 года после вырубки)	восстановившийся (покрытие кустистых лишайников 75—80%)	
		плотнодерновинные особи g_1	плотнодерновинные g_1—g_3	рыхлокустовые g_1—g_3
1	Число генеративных побегов на 1 особь	146.8±37.7	12.7±0.9	5.3±0.3
2	Число семян на 1 генеративный побег	101.7±17.8	70.8±5.0	57.8±4.7
3	Среднее число семян на 1 особь	12590	900	305
4	Средняя численность генеративных особей на 1 м^2	16.1	16.2	20.8
5	Общая семенная продуктивность на 1 м^2	202700	14580	6336

Примечание. Для характеристик 1 и 2 приведены средние арифметические и их ошибки ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$).

на 1 м^2. Удаление лишайниковых дернин и овсяницы овечьей (в период ее обсеменения) без нарушения подстилки и гумусного горизонта вызвало вспышку возобновления овсяницы. В последующие годы ее численность достигла 700—840 особей на 1 м^2. Однако при очень незначительном отпаде рост и развитие молодых растений оказались замедленными: через 3 года только 20 особей на 1 м^2 (2.5%) перешли в генеративное состояние. На 7-й год все растения еще оставались мелкими, имели много отмерших побегов.

Таким образом, наблюдения за возобновлением ценопопуляций овсяницы овечьей выявили определенные изменения стратегии этого вида на различных стадиях посткатастрофической сукцессии.

Описанные эффекты влияния лишайниковой синузии на рост и развитие овсяницы позволяют сформулировать гипотезу об ожидаемом характере размещения овсяницы по площади и его динамике в развивающемся лишайниковом покрове.

На первых стадиях сукцессии, когда кустистых лишайников нет или их мало, обилие овсяницы быстро возрастает. В этот период можно ожидать появления группового размещения как следствие концентрации обильного подроста вокруг взрослых особей. При увеличении покрытия лишайников овсяница сохраняется только на свободных от лишайника местах, куда «сдвигаются» и побеги рыхлокустовых особей; в то же время на участках, занятых лишайниковыми дернинами, овсяница изреживается. Результатом должно быть групповое размещение, но уже определяемое взаимодействием овсяницы с лишайниковой синузией. При смыкании покрова можно ожидать сначала усиления агрегированности вследствие дальнейшего «сжатия» групп, а позднее, после гибели многих особей, ранее входивших в группы, — случайного размещения.

Чтобы проверить эту гипотезу, мы попытались восстановить характер размещения популяции овсяницы на разных фазах развития, использовав данные картирования на упоминавшемся участке (1.25×5.0 м). Действительно, размещение отмерших и старых живых особей будет примерно соответствовать размещению популяции в прошлом, при слабом развитии кустистых лишайников. Описав размещение живых особей в их первоначальном положении, мы получим картину недавнего прошлого, когда дернины лишайника доходили только до центров особей овсяницы, превратившихся теперь в рыхлокустовые. Размещение всех живых особей с отдельным учетом каждого парциального куста покажет изменения, возникшие под действием разрастания лишайникового покрова. И, наконец, учитывая только особи, растущие в широких просветах лишайникового ковра, мы можем прогнозировать будущее популяции.

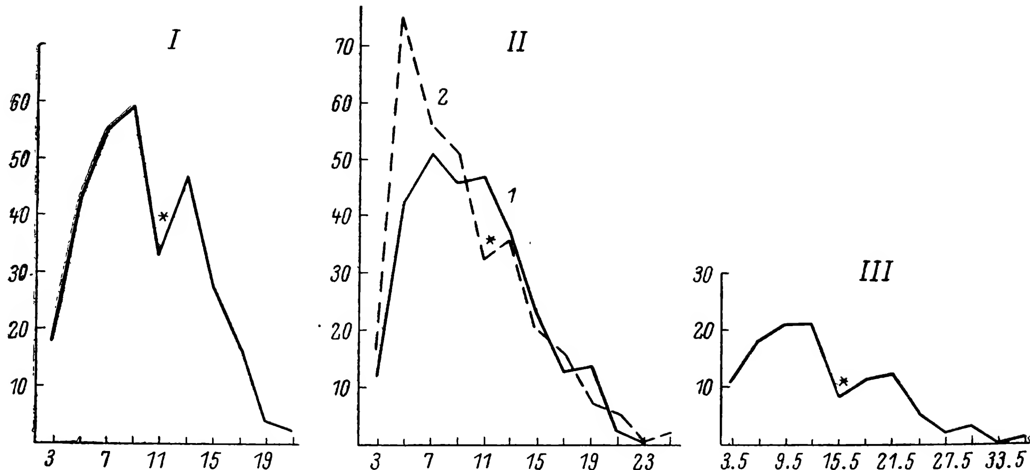


Рис. 3. Распределение *Festuca ovina* по площади на разных стадиях сукцессии.

I — стадия 1 (гипотетическое распределение в прошлом); *II*: *1* — стадия 2 (первоначальное распределение живых особей), *2* — стадия 3 (современное распределение); *III* — стадия 4 (гипотетическое будущее). *По оси абсцисс* — классы расстояний, см; *по оси ординат* — частоты. *Звездочками* отмечены достоверные деформации кривых.

Для характеристики распределения овсяницы по площади был использован алгоритм «ближайший сосед». На карте участка сначала соединялись центры тех особей, расстояния между которыми были минимальны; затем — ближайшие друг к другу особи, расположенные на большем расстоянии, и т. д. Постепенно, по мере увеличения порогового расстояния, начальные группы объединялись с соседними и на последнем этапе было построено «минимальное покрывающее дерево» (Дуда, Харт, 1976). В отличие от метода выбора ближайшего соседа в определенном направлении, ограниченном квадрантом, полное минимальное покрывающее дерево — единственное для данной площади — не зависит от начала отсчета и направления ходов. Кроме того, на каждом этапе его построения можно определить такие параметры, как число групп, их размеры, число особей в группе.

При анализе минимального покрывающего дерева мы основывались на положении, что в случае агрегированного распределения особей кривая частот расстояния должна иметь изломы (деформации) (Ипатов, Тархова, 1975). Статистическую значимость деформаций можно проверить по критерию хи-квадрат с помощью метода отношений частот, разработанного В. С. Ипатовым (1969). Этот метод неоднократно применялся (Тархова, 1971; Ипатов, Тархова, 1975; Герасименко, Ипатов, 1980), поэтому, не останавливаясь на его описании, перейдем к характеристике результатов.

Распределение расстояний между мертвыми и старыми особями овсяницы имеет одну достоверную деформацию, позволяющую рассматривать его как сумму двух распределений. По месту деформации можно условно разделить все расстояния на две части: менее 11 см и более 11 см (рис. 3, *I*). Вероятно, первая совокупность расстояний соответствует сгущениям особей в группах, а вторая — межгрупповым расстояниям и расстояниям между одиночными особями.

Кривая, характеризующая распределение живых особей в их первоначальном положении, не имеет деформаций — при умеренном покрытии лишайников (видимо, порядка 40—60%) распределение овсяницы становится случайным (рис. 3, *II*, *1*).

При построении распределения расстояний между всеми живыми особями с учетом парциальных кустов опять появляется одна деформация в области расстояний 11 см. Изменяется и форма кривой за счет почти двукратного увеличения частот коротких расстояний (рис. 3, *II*, *2*). Последнее означает, что увели-

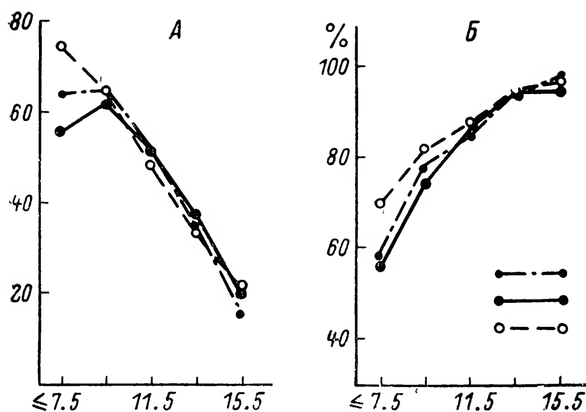


Рис. 4. Изменение группировки особей *Festuca ovina* на разных этапах построения минимального покрывающего дерева.

1, 2, 3 — стадии сукцессии, как на рис. 3. *По оси абсцисс* — пороговые минимальные расстояния, см; *по оси ординат* — *А* — число групп; *Б* — доля особей, объединенных в группы.

чивается число плотных групп, между которыми находятся зоны разрежения с единичными особями, далеко отстоящими друг от друга.

Поэтапный анализ минимального покрывающего дерева подтверждает это (рис. 4). На первой, ранней стадии на участке выявляются 64 группы с внутригрупповым расстоянием, не превышающим 7.5 см. На второй стадии число таких групп уменьшается до 56, а на третьей — вновь поднимается (до 75). Соответственно при разрастании лишайников падает число одиночных особей овсяницы за счет более высокой доли особей, входящих в плотные группы.

Распределение расстояний между дерновинными особями, занимающими просветы покрова, допустимо трактовать как прообраз распределения популяции через 10—15 лет. Это распределение оказалось бимодальным с достоверной деформацией — провалом в области расстояний 14—16.5 см (рис. 3, *III*), т. е. в резкой форме отразило тенденцию к усилению агрегированности, намеченную в современном распределении. Поскольку особей должно остаться меньше (около 30% по сравнению с предыдущими вариантами), плотность групп уменьшится, внутригрупповые расстояния увеличатся. Невозможность учесть будущее семенное возобновление, по-видимому, не вносит серьезной ошибки, так как подрост может появиться в тех же просветах лишайникового ковра, которые существуют в настоящее время.

Обобщая изложенные результаты, кратко перечислим особенности адаптивной стратегии *Festuca ovina* на местообитаниях лишайниковых сосняков.

Прежде всего следует отметить, что на разных этапах посткатастрофической сукцессии на первый план выходят разные дифференциальные свойства вида. Непосредственно после нарушения растительности в результате рубки или беглого пожара овсяница овечья быстро заселяет территорию. Источниками инспермации служат почвенный запас семян и взрослые растения, часть которых отрастает и после обгорания. На этой стадии популяции овсяницы обладают интенсивным ростом и развитием, максимальной семенной продуктивностью и высокой приживаемостью подроста. Уже на 2—3-й годы подрост превращается в крупные дерновины, оказывающие существенное влияние на развитие напочвенного покрова в течение значительного периода, так как длительность жизни овсяницы превышает 20 лет (Серебрякова, 1968; Исмаилова, 1978). Период, когда она выступает в роли эдификатора нижних ярусов, охватывает стадию *Polytrichum piliferum* и частично — стадию господства бокальчатых кладоний. По нашим наблюдениям, в фитогенных полях дерновин *Festuca ovina* ускоряется демутация лишайникового покрова, и в частности стимулируется рост кустистых кладин (Самойлов, 1980). Объем статьи не позволил привести все материалы, которыми мы располагаем, поэтому ограничимся указанием, что для этого этапа развития характерны молодые нормальные ценопопуляции с незначительным участием сенильных особей.

После того как доминирование в мохово-лишайниковом ярусе перейдет к кустистым лишайникам, важнейшими свойствами овсяницы становятся пластичность ее морфологии и высокая длительность жизни. Способность образовывать удлиненные побеги обеспечивает ослабление контакта с лишайниковыми дернинами и тем самым уменьшает напряженность взаимодействий. За счет этого, несмотря на более низкую жизненность, рыхлокустовые особи

сохраняют генеративную функцию и длительно (10—15 лет) выдерживают погребение под лишайником своих первоначальных центров. Близкий к нормальному возрастной спектр ценопопуляции поддерживается благодаря использованию локусов минимального влияния лишайников: подрост и молодые особи сосредоточиваются в сравнительно широких просветах лишайникового ковра. Тип пространственного распределения популяции овсяницы определяется степенью развития кустистых лишайников. При покрытии последних около 50% еще возможно случайное распределение, но когда лишайниковый покров достигает проекции 75—85%, бо́льшая часть популяции концентрируется в просветах и распределение становится агрегированным.

Таким образом, на первых стадиях сукцессии овсяница овечья выступает как виолент (Раменский, 1935) или как конкурентный вид, по J. Grime (1978). На заключительных этапах эдификаторная роль переходит к синузии кустистых лишайников и овсяница попадает в положение патиента, по Л. Г. Раменскому (стресс-толерантного вида, по Grime). В данной ситуации овсяница проявляет фитоценотическую патиентность (Смирнова, 1980).

Поскольку стратегия овсяницы овечьей в лишайниковом покрове основывается на использовании пространственной неоднородности среды, уместно напомнить одно из определений, где подчеркивается, что концепция адаптивной стратегии служит для описания набора свойственных популяции параметров, «которые способствуют адаптации к временно́й или пространственной вариации окружающей среды» (Levins, 1968, цит. по: Valentine, 1975 : 391).

Рассмотренные в настоящей работе изменения стратегии *Festuca ovina* в ходе восстановительной сукцессии лишайникового сосняка подтверждают представления Т. А. Работнова (1980) о широкой норме варьирования стратегии популяций.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Геоботанический анализ сосновых боров европейской части СССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1962. 22 с. — *Герасименко Г. Г., Ипатов В. С.* Анализ распределения обилия видов как метод классификации растительности. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 717—724. — *Дуда Р., Харт П.* Распознавание образов и анализ сцен. М.: Мир, 1976. 511 с. — *Ипатов В. С.* Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1969, вып. 3, с. 43—53. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1237—1250. — *Исмаилова З. М.* Ценопопуляции *Festuca ovina* и *F. supina* на высокогорьях восточной части Большого Кавказа: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1978. 23 с. — *Корчагин А. А.* Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере. — Тр. БИН АН СССР, сер. 3. Геоботаника, 1954, вып. 9, с. 75—149. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1954. 911 с. — *Ниценко А. А.* Сосновые леса Ленинградской области. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1960, вып. 3, с. 22—32. — *Пушкина Н. М.* Естественное возобновление растительности на лесных гарях. — Тр. Лапландского заповед., 1960, вып. 4, с. 5—123. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2, с. 5—17. — *Работнов Т. А.* Значение консортивных связей в определении «стратегии жизни» сосудистых растений. — Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1976, вып. 150, с. 7—10. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 3, с. 64—80. — *Раменский Л. Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии. — Сов. бот., 1935, № 4, с. 25—42. — *Самойлов Ю. И.* Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 255—265. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca* L.) в связи с их эволюцией. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968, с. 7—51. *Смирнов П. А.* К систематике и географии среднерусских представителей группы *Festuca ovina* s. ampliss. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1945, т. 50, вып. 1—2, с. 89—103. — *Смирнова О. В.* Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов европейской части СССР. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 5, с. 53—67. — *Тархова Т. Н.* Ценотическая дифференциация в синузиях *Polytrichum commune* Hedw. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 517—521. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 1, с. 119—134. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Grime J. P.* Vegetation classification by reference to strategies. — Nature, 1974, vol. 250, p. 291—293. — *Grime J. P.* Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time. — Biorheology, 1978, vol. 15, N 2, p. 101—121. — *Harper J. L., Ogden J.* The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with

special reference to *Senecio vulgaris* L. — J. Ecology, 1970, vol. 58, N 3, p. 681—698. — *Levins R.* Evolution in changing environments. — Princeton Univ. Press, 1968, vol. 4, 120 p. — *Valentine J. W.* Adaptive strategy and origin of grandes and ground plans. — Amer. Zool., vol. 15, p. 391—404. — *Watt A. S.* Pattern and process in the plant community. — J. Ecology, 1947, vol. 35, N 1—2, p. 1—22.

Ленинградский государственный университет. Получено 26 V 1983.

SUMMARY

The data are listed on reproductive strategy, morphology, age composition of coenopopulations and spatial distribution of *Festuca ovina* in the felled areas of lichen pine forest. On the basis of the analysis of these parameteres a conclusion has been made on the change in adaptive strategy of *Festuca ovina* in the course of succession. At early stages of the succession this species exhibits competitive strategy, whereas at concluding stages (when fruticose lichens predominate) this strategy is stress-tolerant.

УДК 581.524.4 : 551.436 (574) (23.046)

Н. М. Калибернова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДОЛИНЫ Р. САРЫСУ (В ПРЕДЕЛАХ ПУСТЫННОЙ ОБЛАСТИ)

N. M. KALIBERNOVA. THE VEGETATION OF THE VALLEY OF THE SARYSU RIVER (WITHIN THE LIMITS OF THE DESERT REGION)

Использованы данные, полученные автором в результате полевых работ в пустынной части долины р. Сарысу (южный Казахстан). Растительность долины рассматривается с точки зрения выявления наиболее распространенных и устойчивых сообществ, их распределения по элементам рельефа долины и сукцессионных связей между ними. Приведены три обобщенных эколого-динамических ряда сообществ, которые можно использовать при картографировании растительности долины р. Сарысу.

В 1976 г. в лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР начались работы по созданию мелкомасштабной карты растительности пустынных территорий Казахстана и Средней Азии. В задачу автора статьи вошли картирование и разработка легенды растительности долин пустынных рек. Как известно, в настоящее время при геоботаническом картографировании местообитаний с динамичной и неоднородной растительностью, в частности речных пойм и долин, используется метод обобщенных эколого-динамических рядов (Сочава, 1962; Ильина, 1968; Липатова, 1980). Для построения таких рядов необходимо на основе материалов о конкретном растительном покрове каждой из рек пустынной области выявлять прежде всего наиболее распространенные и устойчивые сообщества для каждого элемента рельефа долины, их видовой состав, сукцессионные связи, а также основные направления смен долинной растительности. В связи с этим был предпринят ряд экспедиционных поездок. В 1977 г. обследовали долину р. Сарысу, которая в геоботаническом отношении очень мало изучена. Можно указать лишь несколько работ, посвященных ее растительности (Кнорринг, Минквиц, 1913; Семенов В. Ф., 1922; Павлов, 1931; Левина, 1938). Все они были опубликованы достаточно давно и не отражают современного состояния растительного покрова, который под влиянием деятельности человека успел существенно измениться.

Длина р. Сарысу достигает 800 км, а площадь бассейна — 99.1 тыс. км^2. Река берет начало в Казахском мелкосопочнике, в степной области (в полосе полынно-ковыльных опустыненных степей). Около 48° с. ш. она пересекает границу степной и пустынной областей, переходя в полосу полукустарничковых и кустарниковых пустынь. Таким образом, около двух третей реки находится в пределах пустынных территорий, и ей присущи специфические черты большинства рек пустынной области, такие, как бессточность бассейна, минерализация вод и почв, отсутствие бо́льшую часть года постоянного течения и т. п. Эти черты определяются климатическими особенностями региона, главными из которых являются резкая континентальность и крайняя засушливость. Среднегодовое количество осадков в пределах пустынной части долины не превышает 100 мм (Швырева, 1969). В то же время при высоких летних температурах (средняя температура июля 24—26°) очень сильно испарение. На него расходуется 90% всех осадков, и только 10% успевает просочиться в почву и идет на питание реки и подземных вод (Овчинникова, 1969). Высокие

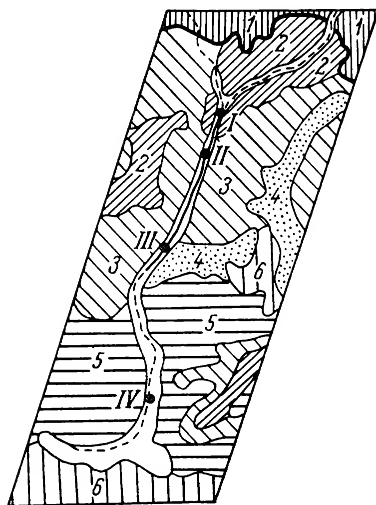


Рис. 1. Картосхема растительности бассейна среднего и нижнего течения р. Сарысу.

Степи: *1* — опустыненные сублессингиановополынно-типчаково-тырсовые (Stipa capillata, Festuca valesiaca, Artemisia sublessingiana) на светло-каштановых почвах; пустыни: *2* — полынные (Artemisia terrae-albae) со злаками (Stipa richteriana, S. sareptana) на бурых почвах; *3* — боялычево-белоземельнополынные (Artemisia terrae-albae, Salsola arbusculiformis) со злаками в комплексе с биюргуновыми (Anabasis salsa) на бурых почвах; *4* — житняковые и терескеново-житняковые (Agropyron fragile, Eurotia ceratoides, E. eversmanniana) с участием видов рода *Galligonum* на песках; *5* — полынно-боялычевые (Salsola arbusculiformis, Artemisia terrae-albae, A. turanica) в комплексе с биюргуновыми (Anabasis salsa) на серо-бурых почвах; *6* — саксауловые (Haloxylon persicum, H. aphyllum) на серо-бурых почвах; *7* — долина р. Сарысу; *8* — граница степной и пустынной областей; *9* — местоположение профилей (*римскими цифрами* обозначены номера профилей).

летние температуры, сильная испаряемость и очень низкая влажность воздуха вызывают интенсивный капиллярный подъем минерализованных грунтовых вод, поэтому гидроморфные почвы, развивающиеся в пойме реки и на первой надпойменной террасе, варьируют от слабозасоленных (0.3—0.5% солей) до сильнозасоленных (1.5—2%), причем преобладает хлоридно-сульфатное засоление (Боровский и др., 1969).

Очень важными факторами, определяющими развитие тех или иных растительных сообществ в долине реки, являются ее водный и гидрохимический режимы. По типу водного режима р. Сарысу относится к равнинным рекам с весенним половодьем и имеет снеговое питание (Семенов, Шимкевич, 1969). Половодье начинается в апреле, а в низовьях — в мае и продолжается не более двух недель. Самый низкий уровень воды отмечается в июле—августе. Точных гидрологических данных для среднего и нижнего течения реки нет, однако из показаний гидрометеорологических постов, расположенных в верховьях, видно, что 1977 год был маловодным, так как запасы воды в снегу к началу снеготаяния составили всего 50% от среднего многолетнего; высота половодья на интересующем нас участке реки, по-видимому, не превышала 100—110 см.

Минерализация вод реки не постоянна, она находится в зависимости от маловодности или многоводности года, увеличивается от верховьев к низовьям и подвержена сезонным изменениям. В период половодья минерализация сравнительно мала, преобладают соли Na и Ca в количестве 200—300 мг/л, к июлю—августу она сильно повышается, достигая 3000—4000 мг/л уже с преобладанием Na и Cl (Семенов, Шимкевич, 1969).

Постоянное течение у р. Сарысу круглый год сохраняется лишь на отрезке от впадения р. Каракенгир, последнего и самого крупного ее притока, до песков Муюнкумы, т. е. там, где река обладает наибольшей водностью. Выше и ниже этого участка оно бывает только в апреле—июне, во время наибольшего подъема воды, а затем река во многих местах пересыхает и представляет собой цепь изолированных друг от друга озер и плесов.

Аллювиальный процесс также наблюдается только весной, во время наиболее интенсивного смыва продуктов выветривания и денудации, и фактически прекращается после того, как прерывается постоянное течение. В верхнем течении аллювиальная деятельность реки сводится в основном к образованию небольших песчаных пляжей и отмелей вдоль русла, так как взвешенные в воде твердые частицы проносятся транзитом, почти не задерживаясь в пойме. В среднем и особенно нижнем течении значительную роль начинают играть процессы седиментации, формируя более обширную пойму. Большое значение имеет также водная эрозия, действующая во время половодий — она ежегодно размывает существующие в пойме формы рельефа и образует новые. Наибольшее количество аллювия река выносит в дельту, где водная эрозия почти затухает. Это привело к образованию чрезвычайно выровненных дельтовых аллювиальных пространств.

Долина р. Сарысу развита достаточно хорошо, особенно в среднем течении. Кроме поймы, в ней ясно прослеживаются еще 3 террасы. Однако в наше рассмотрение входят лишь пойменная и 1-я надпойменная террасы, т. е. те элементы рельефа долины, растительность которых формируется в условиях дополнительного увлажнения. В пойме степень этого увлажнения определяет режим поемности реки, а на первой террасе — близкий уровень грунтовых вод, еще доступный для растений. Растительность 2-й надпойменной террасы уже полностью лишена источников дополнительного увлажнения и представлена сообществами зонального пустынного типа.

В долине реки было заложено 4 экологических профиля, характеризующих растительность долины от урочища Караджар в среднем течении до широты южной оконечности пустыни Бетпак-Дала (дельтовая часть). По течению реки профили располагались таким образом, чтобы охватить возможно большее разнообразие природных условий долины (рис. 1). Профили I и II заложены соответственно в 1 и в 41 км южнее устья р. Каракенгир, в зоне пустынь, недалеко от границы степной и пустынной областей. Здесь река имеет наиболее узкую долину, ограниченную с правой стороны массивом плотных кристаллических пород. При этом поперечный профиль долины выражен достаточно хорошо, что позволяет на протяжении 200—400 м проследить основные пространственные смены растительности от прибрежных группировок через галофитные пойменные и опустыненные сообщества надпойменной террасы к пустынной растительности коренного берега. Долина реки в месте профиля I имеет относительно простое строение: ясно выделяются лишь пойма, подножие склона и склон 2-й надпойменной террасы. 1-я надпойменная терраса представлена лишь отдельными узкими участками вдоль склона 2-й террасы. В месте профиля II лучше сформирована пойма и хорошо выражена 1-я надпойменная терраса.

Профиль III характеризует участок нижнего течения реки, который начинается в 50 км ниже профиля II, вблизи песков Муюнкумы, и продолжается приблизительно до широты оз. Арысь. Постоянное течение здесь бо́льшую часть года отсутствует, река превращается в цепь отдельных плесов (один из них был пересечен профилем). На этом участке река имеет наиболее выработанную и широкую долину. Развитая, хорошо сформированная пойма относится к группе сегментно-гривистых, для которых характерна, как указывал Р. А. Еленевский (1936), пестрая и сложная смена сообществ. В пойме представлены все генетические зоны — прирусловый вал, наибольшая по площади центральная часть и несколько пониженное притеррасье. Каждая из этих зон имеет собственный набор сообществ, которые в свою очередь дифференцируются по высоким, средним и низким уровням. 1-я надпойменная терраса также прекрасно развита.

Профиль IV заложен в 90 км ниже профиля III, в верхнедельтовой части долины. В этом месте река разбивается на множество рукавов и протоков, несущих воду лишь в половодье и сухих всю остальную часть года. Дельта обладает чрезвычайно выровненным рельефом и представляет собой обширную плоскую равнину с невысокими песчаными буграми и понижениями между ними, изрезанную сухими руслами (профиль пересекает одно из таких блюдцеобразных понижений между двумя песчаными буграми). В дельтовой части долины происходит смена почвенного покрова. Гидроморфные луговые солонцы, характерные для поймы всего верхнего и среднего течения, замещаются пойменными луговыми и болотистыми почвами. Наряду с этим наблюдается увеличение засоления почв по направлению от верхнедельтовой части к системе озер Телекуль и Ащикуль, в которой Сарысу слепо заканчивается. В этом же направлении увеличивается заболоченность территории. В результате появляется все большее количество пухлых и мокрых солончаков, которые в самой озерной системе становятся характерным элементом ландшафта.

Все работы в долине реки проводили в июле и августе, в период летней межени. За точку отсчета относительных высот принимали уровень воды в реке, а в случае его отсутствия (профиль IV) — наиболее пониженный участок профиля.

Говоря о растительности долины Сарысу, прежде всего следует отметить ленточные тростниковые сообщества шириной от 2 до 6 м, которые окаймляют

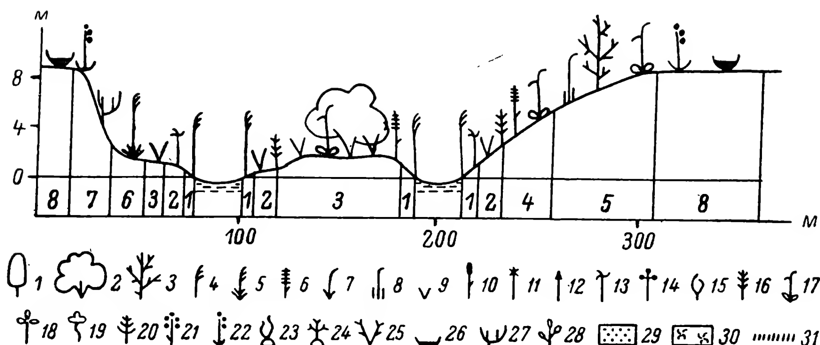


Рис. 2. Размещение растительности по профилю I.

Сообщества: 1 — прибрежные тростниковые, 2 — ситниково-галофитнозлаково-солеросовые, 3 — кермеково-галофитнозлаковые с гребенщиком, 4 — пырейно-кермековые, 5 — чингилевые, 6 — чиево-шренкианополынные с кокпеком, 7 — шренкианополынно-кокпековые, 8 — биюргуново-белоземельнополынные и белоземельнополынно-биюргуновые.

Здесь и на рис. 3—5: *1* — *Elaeagnus angustifolia; 2* — *Tamarix ramosissima, T. leptostachys; 3* — *Halimodendron halodendron; 4* — *Phragmites australis; 5* — *Achnatherum splendens, A. caragana; 6* — *Elytrigia repens; 7* — *Leymus racemosus; 8* — *Agropyron desertorum, A. pectiniforme; 9* — *Aeluropus littoralis*, виды рода *Crypsis*; *10* — *Typha latifolia; 11* — *Bolboschoenus maritimus, B. popovii; 12* — *Eleocharis argyrolepis, E. uniglumis; 13* — *Juncus gerardii, J. soranthus, J. jaxarticus; 14* — *Alisma plantago-aquatica; 15* — *Carex divisa; 16* — *Salicornia europaea, Halogeton glomeratum*, однолетние виды родов *Suaeda, Climacoptera; 17* — *Limonium gmelinii; 18* — виды мезофильного разнотравья (*Lactuca altaica, Pseudosophora alopecuroides, Glycyrrhiza uralensis* и др.); *19* — виды ксерофильного разнотравья (*Cousinia dissecta, Dianthus rigidus, Eryngium planum* и др.); *20* — *Alhagi pseudalhagi; 21* — *Artemisia abrotanum, A. dracunculus; 22* — *Artemisia terrae-albae, A. schrenkiana; 23* — *Kochia prostrata; 24* — *Eurotia ceratoides; 25* — *Salsola arbusculiformis; 26* — *Anabasis salsa; 27* — *Atriplex cana; 28* — *Atraphaxis compacta, A. replicata; 29* — обнаженный песчаный аллювий; *30* — такыр; *31* — участки, полностью лишенные растительного покрова в результате антропогенного воздействия.

русло реки по всему течению, заходя и в воду (рис. 2, 3, 4, 1). Кроме тростника (*Phragmites australis* — cop_{2-3}, 100%), в них присутствуют, иногда в большом обилии (до cop_1), такие водно-болотные виды, как *Bolboschoenus maritimus*, *B. popovii*, *Typha latifolia*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*. Характерным является отсутствие монодоминантных, густых, обширных по площади тростниковых зарослей, столь обычных для других рек пустынного Казахстана; их можно встретить только в дельте.

На профиле I непосредственно за каймой тростника располагаются ситниково-галофитнозлаково-солеросовые (*Salicornia europaea* — cop_1, *Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*, *Juncus soranthus*) с редким гребенщиком *Tamarix ramosissima* маловидовые сообщества (рис. 2, 2). Кроме названных доминантов, в них обычно присутствуют в небольшом количестве *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, *Limonium gmelinii* и виды однолетних шведок (*Suaeda corniculata*, *S. prostrata*). Среди этих сообществ часто встречаются небольшие по площади монодоминантные сообщества солероса и ситника. Выше по профилю располагаются кермеково-галофитнозлаковые (*Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata* — cop_1, *Limonium gmelinii*) с гребенщиком и участием луговых видов (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Medicago falcata*) сообщества (рис. 2; 3). Они распространены в пойме наиболее широко и представляют собой галофитные варианты настоящих луговых сообществ, состоящих из корневищных мезофильных злаков (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*) и разнотравья; такие луговые сообщества встречаются редко, так как их распространению мешает значительное засоление субстратов. Пырейно-кермековые сообщества (рис. 2, 4) сменяют предыдущие в более дренированных и лучше промываемых местообитаниях; в данном случае это средняя часть склона 2-й надпойменной террасы левого берега. В связи с удалением от источников дополнительного увлажнения эти сообщества обеднены и носят черты опустынивания. Кроме доминантов, они включают несколько галомезофильных и галофильных видов (обычно *Polygonum corrigioloides*, *Plantago maritima*, *Limonium suffruticosum*) и *Hulthemia berberifolia*. Верхнюю часть склона занимают заросли *Halimodendron halodendron* (sp) с доминированием в травяном покрове *Agropyron desertorum*, *A. pectiniforme* (sp—cop_1) и участием *Limonium gmelinii* (рис. 2, 5).

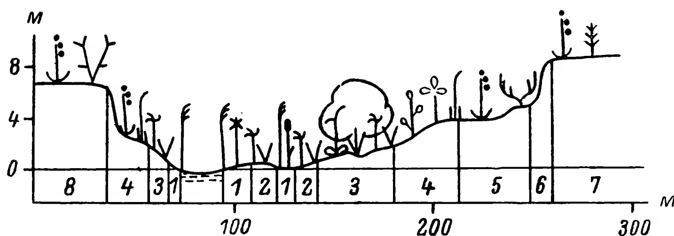


Рис. 3. Размещение растительности по профилю II.

Сообщества: 1 — прибрежные тростниковые, 2 — ситниково-галофитнозлаковые, 3 — ситниково-кермеково-галофитнозлаково-гребенщиковые, 4 — злаково-разнотравные с кустарниками, 5 — кустарниково-полынные, 6 — шренкианополынно-кокпековые, 7 — шренкианополынные, 8 — шренкианополынно-боялычевые.

Подножие склона 2-й надпойменной террасы правого берега представляет собой, по-видимому, размытую нечетко выраженную в рельефе 1-ю надпойменную террасу или по крайней мере очень схожие с ней по водному снабжению и другим экологическим характеристикам типы местообитаний. Здесь распространены чиево-шренкианополынные с кокпеком (*Artemisia schrenkiana* — sp—cop$_1$; *Achnatherum splendens* — sp, *Atriplex cana*) сообщества (рис. 2, 6), обычные для 1-й надпойменной террасы по всему течению реки. На крутом щебнистом склоне 2-й надпойменной террасы располагаются очень разреженные шренкианополынно-кокпековые (*Atriplex cana* — sp, *Artemisia schrenkiana*) сообщества (рис. 2, 7). Сама 2-я терраса и на правом, и на левом берегах занята белоземельнополынными биюргунниками и биюргуновыми белоземельнополынниками (*Artemisia terrae-albae*, *Anabasis salsa*) с участием *Limonium suffruticosum* (рис. 2, 8), которые следует рассматривать как один из галофитных вариантов пустынной растительности.

На профиле II (рис. 3) общие закономерности растительного покрова остаются прежними, хотя видовой состав сообществ богаче, а сомкнутость и проективное покрытие выше. Значительно увеличивается роль *Tamarix ramosissima*, который часто образует в пойме густые заросли и в большем или меньшем обилии или хотя бы единично присутствует во всех сообществах. Несколько выше прирусловых тростников располагаются ситниково-галофитнозлаковые (*Aeluropus littoralis*, виды рода *Crypsis* — cop$_1$, *Juncus soranthus* — sp) с *Tamarix ramosissima* сообщества (рис. 3, 2), занимающие те же местообитания, что и ситниково-галофитнозлаково-солеросовые на профиле I, и во многом схожие с ними, однако лучше развитые и более богатые по видовому составу. Из однолетних солянок, выступающих здесь лишь в виде примеси, наиболее часто встречаются *Salicornia europaea* и *Suaeda corniculata*. В состав сообществ, обогащая их, входит довольно много видов разнотравья — *Limonium gmelinii*, *Polygonum corrigioloides*, *Phlomis tuberosa*. На средних и высоких уровнях поймы распространены ситниково-кермеково-галофитнозлаково-гребенщиковые сообщества (*Tamarix ramosissima* — sp, 30%, *Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata*, *Limonium gmelinii*, *Juncus soranthus*) (рис. 3, 3). Гребенщик достигает здесь наиболее пышного развития, образуя заросли тугайного типа. Под пологом его развивается густой ковер из ажрека (*Aeluropus littoralis* — cop$_1$, 80%), а при более разреженном гребенщике с ажреком содоминирует *Crypsis aculeata*. Характерно наличие в составе этих сообществ *Artemisia nitrosa*, которая на наиболее высоких участках при условии большей сухости может выступать в роли доминанта. По видовому составу описанные сообщества сходны с кермеково-галофитнозлаковыми, встреченными на профиле I (рис. 2, 3).

Пониженные местообитания 1-й надпойменной террасы занимают злаково-разнотравные с кустарниками (*Limonium gmelinii* — sp, *Alhagi pseudalhagi* — sp, *Cousinia dissecta* — sol—sp, *Atraphaxis replicata*, *A. compacta*, *Hulthemia berberifolia* — sp, *Achnatherum caragana*, *Agropyron desertorum*, *A. pectiniforme*) сообщества (рис. 3, 4). С ними мы объединяем и разреженные группировки щебнистых склонов террасы, составленные теми же видами. Перепад высот между

поймой и террасой на профиле составляет 1.5—2 м. Этого достаточно, чтобы процессы опустынивания получили заметное развитие, поэтому распространенные здесь сообщества резко отличаются от всех предыдущих по видовому составу и биоэкологическому спектру. Однако режим поемности здесь еще не полностью утратил свое влияние, на что указывает постоянное присутствие в растительном покрове в небольшом количестве *Elytrigia repens*. Обилие поедаемых скотом злаков обусловливает интенсивное использование этих сообществ под выпас, в результате чего в них широко распространились сорные виды — *Peganum harmala*, *Alhagi pseudalhagi*, виды рода *Atriplex*. Всю остальную поверхность террасы — ее средние и высокие уровни — занимают кустарниково-полынные (*Artemisia juncea*, *A. nitrosa* — sp—cop_1, *Hulthemia berberifolia*, *Atraphaxis replicata*) с элементами мезофильного и галомезофильного разнотравья (*Meristotropis triphylla*, *Lactuca altaica*, *Limonium gmelinii*) сообщества (рис. 3, 5). Щебнистые крутые склоны 2-й надпойменной террасы покрыты шренкианополынным кокпечником (*Atriplex cana*, *Artemisia schrenkiana*) с *Atraphaxis compacta* (рис. 3, 6), а на самой террасе распространены по левому берегу шренкианополынники (рис. 3, 7) и по правому — шренкианополынные боялычники (*Salsola arbusculiformis*) (рис. 3, 8).

Совсем другой облик имеет растительный покров в районе профиля III (рис. 4). В. Ф. Семенов (1922) и Н. В. Павлов (1931), описавшие растительность долины р. Сарысу от впадения р. Каракенгир до дельтовой части, указывали на широкое распространение в районе песков Муюнкумы растительности тугайного типа. По данным Семенова, сплошной тугай, состоящий из небольших деревьев лоха *Elaeagnus hortensis*, чингиля *Halimodendron halodendron* и гребенщика *Tamarix ramosissima*, тянулся вдоль реки на 150 верст, а в урочище Кокджида вблизи песков встречались тугаи в виде небольших лесков из лоха. Павлов отмечал в этом районе развитие кустарниковых ассоциаций, наличие в которых *Elaeagnus angustifolia* и *Tamarix ramosissima* приближает их к тугаям. За время, прошедшее с тех пор, характер тугайной растительности существенно изменился. В настоящее время получили распространение тугаи кустарникового типа из гребенщика и чингиля; древесных же тугаев ввиду систематической вырубки на хозяйственные нужды практически не осталось. Они сохранились в небольшом количестве в урочищах Караджар и Кокджида.

Другой характерной чертой растительности этого участка реки являются широкое распространение в травяном ярусе тугаев в связи с гораздо меньшей по сравнению с другими частями долины засоленностью местообитаний, луговых эвримезофильных злаков (*Elytrigia repens*, реже — *Bromopsis inermis*) и лугово-степных ксеромезофильных видов разнотравья (*Galium ruthenicum*, *Phlomis tuberosa*, *Rubia tinctorum*) и *Solanum dulcamara*, а также малое участие в травостое солончаковато-луговых видов (*Aeluropus littoralis*, виды рода *Limonium* и т. д.), однолетних солянок и *Juncus soranthus*.

Клубнекамышово-тростниковые с участием *Tamarix ramosissima* и небольшим количеством разнотравья (*Lythrum virgatum*, *Solanum dulcamara*) сообщества (рис. 4, 2) занимают несколько более высокие позиции за прибрежной каймой тростника. В некоторых случаях гребенщик может выступать в качестве доминанта (cop_1, до 80%) и образовывать густые тугайные заросли. На только еще формирующихся невысоких береговых валах прирусловой части поймы, которая остается залитой дольше всего, формируются галофитнозлаково-клубнекамышово-тростниковые сообщества, обычно с участием гребенщика, иногда с небольшим количеством солероса и однолетних шведок на повышенных местах (рис. 4, 3). Русла временных водотоков в той же низкой прирусловой части поймы в сухое время заняты отдельными экземплярами ажрека, клубнекамыша и солероса (рис. 4, 3а). Для прирусловых валов характерны разнотравно-пырейно-тростниковые (*Phragmites australis* — cop_{1-2}, *Elytrigia repens*, *Asparagus brachyphyllus*, *Rubia tinctorum*, *Pseudosophora alopecuroides*, *Artemisia abrotanum*) сообщества также с участием гребенщика (рис. 4, 4). Центральную часть поймы целиком занимают кустарниковые тугаи из видов гребенщика (в основном *Tamarix ramosissima*) и чингиля, часто с примесью *Lycium turcomanicum* (рис. 4, 5—8). Это зона наибольшего развития в травяном покрове луговых мезофилов, которые здесь находят оптимальные условия — достаточное снабже-

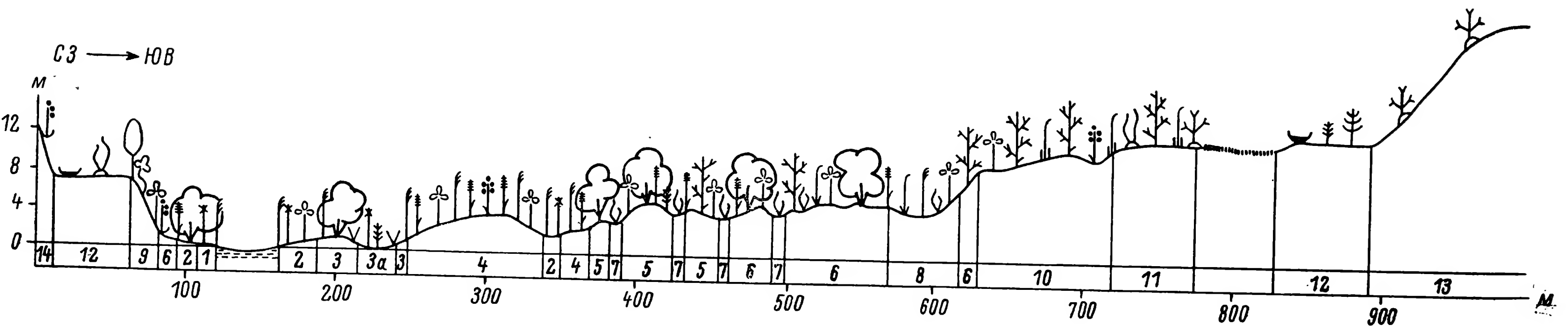


Рис. 4. Размещение растительности по профилю III.

Сообщества: **1** — прибрежные тростниковые, **2** — клубнекамышово-тростниковые с гребенщиком, **3** — галофитнозлаково-клубнекамышово-тростниковые с гребенщиком, **3а** — единичные экземпляры ажрека, клубнекамыша и солероса, **4** — разнотравно-пырейно-тростниковые с гребенщиком, **5** — разнотравно-пырейно-гребенщиковые с осокой, **6** — пырейно-разнотравно-кустарниковые, **7** — осоковые, **8** — злаково-разнотравно-тростниковые с гребенщиком, **9** — разнотравно-петрофитные разреженные, **10** — разнотравно-пустынножитняково-чингилевые, **11** — пустынножитняково-чингилевые, **12** — биюргуновые, **13** — терескеновые, **14** — белоземельнополынные.

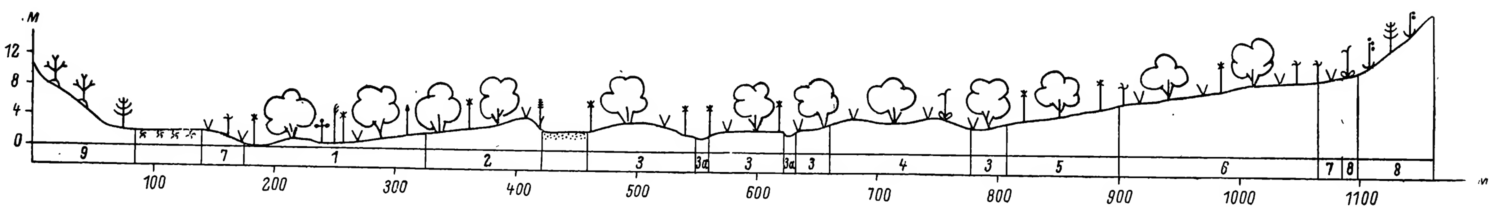


Рис. 5. Размещение растительности по профилю IV.

Сообщества: **1** — тростниково-галофитнозлаково-гребенщиковые, **2** — болотницево-клубнекамышово-гребенщиковые, **3** — клубнекамышово-галофитнозлаково-гребенщиковые, **3а** — единичные экземпляры клубнекамыша, галофильных злаков и всходы гребенщика, **4** — кермеково-галофитнозлаково-гребенщиковые, **5** — галофитнозлаково-ситниково-гребенщиковые, **6** — ситниково-галофитнозлаковые, **7** — кермеково-ажрековые, **8** — полынные с терескеном, **9** — терескеновые.

ние влагой, малую засоленность и облегченный механический состав аллювиально-луговых почв. Здесь впервые появляется и играет довольно значительную роль *Carex divisa*, которая совершенно отсутствует как выше по течению, так и в дельте. Часть центральной поймы, непосредственно примыкающую к прирусловому валу, занимают разнотравно-пырейные (*Elytrigia repens* — cop_1, *Acroptilon repens*, *Ixiolirion tataricum*, *Hyalea pulchella*, *Asparagus brachyphyllus*, *Atriplex tatarica*), обычно с участием *Carex divisa* гребенщиковые тугаи (рис. 4, 5). На повышенных и более засоленных местообитаниях среди них появляются тугаи с пырейно-однолетнесолянковым травяным покровом. Основные площади центральной поймы покрывают пырейно-разнотравные (*Lactuca serriola* — sp, *Pastinaca graveolens* — sp—cop_1, *Seseli glabratum* — sp—cop_1, *Elytrigia repens* — sp—cop_1, *Artemisia terrae-albae*, *A. dracunculus* — sp) кустарниковые тугаи (рис. 4, 6), где кустарники достигают своего наибольшего развития; среди них все же преобладает *Tamarix ramosissima* с обилием, как правило, sp—cop_1. С этим связано значительное увеличение обилия обычных для тугаев лиан: *Cynanchum sibiricum*, *Calystegia sepium*, *Convolvulus arvensis*. В травяном покрове наряду с пыреем иногда доминируют и *Leymus racemosus*, *Agropyron desertorum*, а в понижениях — *Phragmites australis*. В многочисленных сухих водотоках и промоинах, которых много в этой части поймы, обычны монодоминантные густые сообщества *Carex divisa* (cop_3, до 90%) с единичными экземплярами кустарников и луговых видов (рис. 4, 7). Отсюда осока распространяется по всей центральной зоне, не доминируя, но присутствуя в большинстве сообществ. В притеррасной, пониженной части поймы распространены злаково-разнотравно-тростниковые (*Phragmites australis* — cop_{1-3}, *Seseli glabratum*, *Pseudosophora alopecuroides*, *Phlomis tuberosa*, *Polygonum corrigioloides*, *Elytrigia repens*, *Leymus racemosus*) с участием *Tamarix ramosissima* и *Carex divisa* сообщества (рис. 4, 8).

Щебнистый крутой склон 1-й надпойменной террасы правого берега высотой в 5—7 м, изрезанный оврагами и промоинами, занят разреженными слабосформированными сообществами, представляющими собой стадии зарастания щебнистых местообитаний. В этих сообществах наряду с мезофильными видами, переходящими из поймы (*Pseudosophora alopecuroides*, *Atriplex tatarica*, *Acroptilon repens*), участвуют петрофилы (*Atraphaxis compacta*, *Eversmannia subspinosa*) и *Glycyrrhiza aspera* (рис. 4, 9). Низким уровням 1-й надпойменной террасы, где преобладают легкие почвы, свойственны разнотравно-пустынножитняково-чингилевые (*Halimodendron halodendron* — sp, *Agropyron desertorum* — sp—cop_1, *Hyalea pulchella*, *Lactuca altaica*, *Dodartia orientalis*, *Tanacetum achilleifolium*, *Delphinium* sp.) с небольшим участием гребенщика сообщества (рис. 4, 10). Их видовой состав указывает на начавшееся опустынивание, однако в понижениях и промоинах еще распространены *Artemisia dracunculus* и пышно развивающаяся *A. austriaca*. Здесь наблюдается большее, чем обычно, распространение сорных видов — *Pseudosophora alopecuroides*, виды рода *Atriplex*, *Peganum harmala*, *Acroptilon repens*. Надо отметить, что эти виды прочно укоренились во всех сообществах долины и стали одним из самых постоянных элементов ее растительности. Пустынножитняково-чингилевые с участием *Kochia prostrata*, *Hulthemia berberipholia*, иногда *Eurotia ceratoides* и небольшим количеством разнотравья (*Dodartia orientalis*, *Halimocnemis sclerosperma*, *Glycyrrhiza uralensis*) сообщества (рис. 4, 11) занимают более высокую центральную часть этой террасы, где процессы опустынивания еще более выражены. Для такырных участков 1-й надпойменной террасы, расположенных у подножия песков (на левом берегу), или 2-й надпойменной террасы (на правом берегу) характерны биюргуновые (*Anabasis salsa*) сообщества (рис. 4, 12) с участием *Kochia prostrata*, *Climacoptera lanata*, *Halogeton glomeratum*, *Ceratocarpus arenarius*. На песках в районе профиля распространены терескенники (*Eurotia ceratoides*) с *Elymus* sp. и *Carex physodes* (рис. 4, 13), а на 2-й надпойменной террасе правого берега — полынники из *Artemisia terrae-albae* (рис. 4, 14).

Растительность дельты (профиль IV, рис. 5) весьма однообразна и представлена в основном болотно-луговыми и лугово-болотными сообществами и тугайными зарослями гребенщика (*Tamarix ramosissima* с примесью *T. leptostachys*) с преобладанием галофильных злаков в травяном покрове. Сообщества отли-

чаются бедным видовым составом (4—7 видов). Повсеместное доминирование таких солевыносливых видов, как *Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata*, *Juncus gerardii* и *J. jaxarticus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Limonium gmelinii*, *L. caspium*, а также редкая встречаемость луговых корневищных злаков и видов мезофильного разнотравья указывают на общее увеличение засоления в дельте. Это отмечали и О. Э. Кнорринг и З. А. Минквиц (1913), М. Д. Спиридонов (1922) и Павлов (1931).

Наиболее глубокие части дельтовых понижений занимают тростниково-галофитнозлаково-гребенщиковые (*Tamarix ramosissima*, *T. leptostachys* — sp, *Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata* — cop_1, *Phragmites australis* — sp) с участием болотных видов (*Alisma loeselii*, *Bolboschoenus maritimus*, *B. popovii*) тугаи (рис. 5, **1**). Выше располагаются болотницево-клубнекамышово-гребенщиковые (те же *Tamarix* — sp и *Bolboschoenus* — cop_1, *Eleocharis argyrolepis* — sp) тугаи с очень небольшим участием разнотравья (*Rumex marschallianus*, *Iris halophyla*, виды рода *Atriplex*) (рис. 5, **2**). На лучше промываемых песчаных береговых валах наиболее крупных сухих русел число видов разнотравья несколько увеличивается, появляется довольно значительное количество *Elytrigia repens* — sp, который в дельте ни в каких других местообитаниях не встречается. Еще выше по профилю распространены клубнекамышово-галофитнозлаково-гребенщиковые сообщества (рис. 5, **3**), занимающие большие площади. К наиболее повышенным и засоленным местам приурочены кермеково (*Limonium gmelinii*, *L. caspium*)-галофитнозлаково-гребенщиковые с участием однолетних солянок (*Climacoptera lanata*, *Salsola nitraria*) разреженные сообщества (рис. 5, **4**). По днищам мелких временных водотоков встречаются единичные экземпляры клубнекамыша, галофильных злаков и всходы гребенщика (рис. 5, **3а**). Нижние части песчаных бугров обычно заняты галофитнозлаково-ситниково (*Juncus gerardii*, *J. jaxarticus* — cop_1)-гребенщиковыми (sp) с участием *Bolboschoenus maritimus* сообществами (рис. 5, **5**). На средней части склонов их сменяют ситниково-галофитнозлаковые сообщества (рис. 5, **6**) и кермеково-ажрековые (*Aeluropus littoralis* — cop_1, *Limonium caspium* — sp) с *Alhagi pseudalhagi*, разреженные, переходные к псаммофитным (рис. 5, **7**). На слабозакрепленных песках верхней части бугров распространены терескеновые полынники (*Artemisia terrae-albae*, *A. arenaria*, *A. scoparia*) с *Alhagi pseudalhagi* и терескенники (*Eurotia ceratoides*) (рис. 5, **8**, **9**). У подножия песчаных бугров довольно часто образуются полосы такыров, совершенно лишенных растительности.

Сравнение данных, полученных нами, с литературными источниками позволяет судить об изменениях, происшедших в растительном покрове долины р. Сарысу за последние 40—50 лет и вызванных в основном хозяйственной деятельностью человека. Так, в пойме почти полностью уничтожены древесные тугаи; их место заняли кустарниковые заросли тугайного типа. Значительно снизилась роль ценных в кормовом отношении луговых злаков — *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*. Сильно сократились площади, занятые сообществами чия *Achnatherum splendens* на 1-й надпойменной террасе, которые ранее образовывали там обширные заросли. По всему профилю долины широко распространились сорные виды, внедрившиеся в сообщества в результате бессистемного и интенсивного многолетнего выпаса. Ясно прослеживается прогрессирующая ксерофитизация всей долинной растительности, вызванная, по-видимому, уменьшением поверхностного стока реки в результате распашки целинных земель и сильного стравливания растительности на выпасаемых землях.

При составлении эколого-динамических рядов для развитых пойм обычно выделяют два направления смен растительных сообществ: с одной стороны, от зарастающего молодого аллювия прирусловой части, а с другой — от замкнутых водоемов притеррасья к наиболее устойчивому типу сообществ высоких уровней центральной части поймы. Однако в специфических условиях засушливого климата пустынной зоны, где решающее влияние на растительность оказывает количество доступной для растений влаги, представляется необходимым включение в единый эколого-динамический ряд растительности не только пойменной террасы, но и 1-й надпойменной, которая находится под влиянием дополнительного грунтового увлажнения, хотя и не заливается.

Формирующиеся здесь сообщества, содержащие ксеромезо- и мезоксерофильные виды, последовательно продолжают гидроморфный ряд, начинающийся в пойме, вплоть до пустынных сообществ с атмосферным режимом питания и должны рассматриваться в системе эколого-динамических рядов долинной растительности.

При построении подобных рядов для долины р. Сарысу в качестве звеньев ряда целесообразно выделять наиболее распространенные типы сообществ прирусловой и центральной зон поймы и 1-й надпойменной террасы. Притеррасная зона, как это видно из рис. 2—5, обычно отсутствует или выражена очень слабо; в последнем случае ее растительность весьма мало отличается от нижних уровней центральной зоны и не может быть отражена отдельным звеном ряда. Таким образом, для долины р. Сарысу характерно наличие лишь одного направления смен растительности — от зарастающего прируслового аллювия до пустынных сообществ 2-й надпойменной террасы, которые являются заключительным звеном ряда.

На основании вышеприведенных описаний профилей и данных, собранных во время маршрутной работы, в долине р. Сарысу в пределах пустынной области можно выделить три типа смен растительности по поперечному профилю долины (ряды отражают производную растительность, так как восстановить коренной растительный покров не представляется возможным).

1) Для отрезка реки от места впадения р. Каракенгир до песков Муюнкумы: ряд клубнекамышово-тростниковых (*Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*) → галофитнозлаковых с гребенщиком (*Aeluropus littoralis*, виды рода *Crypsis*, *Tamarix ramosissima*) → опустыненных злаково-кустарниково-разнотравных (*Limonium gmelinii*, *Alhagi pseudalhagi*, *Lactuca altaica*, *Cousinia dissecta*, виды рода *Atraphaxis*, *Hulthemia berberifolia*, *Halimodendron halodendron*, *Agropyron desertorum*, *A. pectiniforme*, *Achnatherum caragana*) → полынных и биюргуновых (*Artemisia terrae-albae*, *Anabasis salsa*) сообществ.

2) Для участка от песков Муюнкумы до широты оз. Арысь: ряд клубнекамышово-тростниковых → разнотравно-пырейно-кустарниковых (*Tamarix ramosissima*, *Halimodendron halodendron*, *Elytrigia repens*, *Acroptilon repens*, *Ixiolirion tataricum*, *Hyalea pulchella*, *Asparagus brachyphyllus*) → злаково-чингилевых (*Halimodendron halodendron*, *Agropyron desertorum*, *A. pectiniforme*, *Leymus racemosus*) → биюргуновых (*Anabasis salsa*) → терескеновых и полынных (*Artemisia terrae-albae*, *Eurotia ceratoides*) сообществ.

3) Для сухой дельты: ряд болотнотравно-галофитнозлаково-гребенщиковых (*Tamarix ramosissima*, *T. leptostachys*, *Aeluropus littoralis*, *Crypsis aculeata* и *C. schoenoides*, виды родов *Bolboschoenus* и *Alisma*, *Eleocharis argyrolepis*, *Phragmites australis*) → ситниково-галофитнозлаковых (*Juncus gerardii*, *J. jaxarticus*) с *Limonium caspium* → терескеновых (*Eurotia ceratoides*) и терескеново-полынных (*Artemisia terrae-albae*, *A. arenaria*, *A. scoparia*) сообществ.

Подобные типы смен являются характерными для долинной растительности рек северной части пустынной области и могут быть использованы в качестве отправной точки при построении эколого-динамических рядов растительности других рек этого региона.

ЛИТЕРАТУРА

Боровский В. М., *Успанов У. У.*, *Шувалов С. А.* и др. Почвы. — В кн.: Казахстан. М.: Наука, 1969, с. 191—218. — *Еленевский Р. А.* Вопросы изучения и освоения пойм. М.: Изд-во Всес. ак. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1936. 100 с. — *Ильина И. С.* Динамический принцип построения крупномасштабной геоботанической карты (на примере сухих степей Орского Зауралья). — В кн.: Геоботаническое картографирование. 1968. Л.: Наука, 1968, с. 21—37. — *Кнорринг О. Э.*, *Минквиц З. А.* Растительность Перовского уезда Сыр-Дарьинской области. — В кн.: Тр. почв.-бот. экспед. по исследованию колонизованных районов Азиатской России, вып. 2. СПб, 1913. 91 с. — *Левина Ф. Я.* Растительность долины р. Сарысу в зоне полупустыни. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1938, т. 47, вып. 4, с. 251—259. — *Липатова В. В.* Растительность пойм. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 346—358. — *Овчинникова С. П.* Водный баланс. — В кн.: Казахстан. М.: Наука, 1969, с. 184—190. — *Павлов Н. В.* Комплексные степи и пустыни Карсакпая. М.: Изд. Почв. ин-та НКЗ Каз. АССР, 1931. 164 с. — *Семенов В. А.*, *Шимкевич Г. Л.* Реки. — В кн.: Казахстан. М.: Наука, 1969, с. 133—154. — *Семенов В. Ф.* От Омска до Перовска через Акмолинскую область. Омск, 1922. 15 с. — *Сочава В. Б.* Вопросы картографирования в геоботанике. —

В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 962, с. 5—27. — *Спиридонов М. Д.* Киргизские пустынные степи. — В кн.: Сибирская природа, № 2. Омск, 1922, с. 87—113. — *Швырева Ю. Н.* Климат. Общая характеристика. Сезоны года. — В кн.: Казахстан. М.: Наука, 1969, с. 90—97.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 22 II 1983.

SUMMARY

Specific vegetational cover of the desert part of the Sarysu River valley (South Kazakhstan) is regarded from a viewpoint of constructing of ecologo-dynamic series. Primary attention is given to the establishment of the most frequent and stable plant communities for each element of the valley relief, as well as to the assessment of the succession connections and main trends in the changes of valley vegetation. The vegetation of 4 ecological profiles in the middle and low reaches, that characterize the basic diversity of natural conditions in the desert part of the valley, is described in detail. On the basis of the comparison of the data received by the author with those from previously published sources, some general conclusions have been made on the changes in the vegetational cover of the valley over the past 40—50 years. The ultimate result of the paper is the establishment of 3 types of vegetational changes along the transverse profile of the valley on the studied area and compilation of the generalized ecologo-dynamic vegetational series. The latter one can as well use in the medium- and small-scale mapping of the vegetational cover of desert territories.

УДК 581.524.4 (571.651)

А. Е. Катенин

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОСТОЧНОГО БЕРЕГА ЗАЛИВА КРЕСТА (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино)

A. E. KATENIN. THE VEGETATION OF THE EASTERN COAST OF THE KRESTA BAY (CHUKOTKA PENINSULA, SURROUNDINGS OF THE SETTLEMENT KONERGINO)

Характеризуется растительность равнинной территории на южном берегу Чукотского п-ова. Флора сосудистых растений (260 видов) является по составу арктической. На суглинистых холмах развиты кочкарные пушицевые сообщества. Особенности растительности (широкое распространение кустарничковых сообществ на легких грунтах, разнотравных нивальных и эвтрофных болотных сообществ в заснеженных местообитаниях, отсутствие кустарниковых фитоценозов вне речных долин) указывают на инверсию подзон, имеющую место в приморской полосе в результате воздействия морского климата. Растительность этой полосы рассматривается как приморский аналог северного варианта подзоны северных гипоарктических тундр.

Исследованная территория площадью около 30 км^2, находящаяся на восточном берегу залива Креста, в 5 км к югу от пос. Конергино, простирается вдоль берега залива на 7, а в глубь материка — на 5 км.

Приморская равнина сложена морскими (песок и галька) и ледниковыми (валунные суглинки) четвертичными отложениями; в ее пределах Ш. Ш. Гасанов (1969) выделяет 4 террасы. В грунте террас залегают многочисленные скопления сегрегационного льда, вытаивание которых приводит к эрозии склонов. В результате эрозионных процессов древние морские террасы оказались расчлененными на холмы и на поверхность вышли грунты различного механического состава.

Для рельефа равнины характерно чередование вытянутых с северо-востока на юго-запад возвышенностей и понижений. Северо-запад территории поднят на 40 м над ур. м., с отдельными холмами высотой 60—80 м и эродированными склонами к морю высотой 40—60 м, на ее юго-востоке низкие (до 20 м) и небольшие по площади холмы разделены частыми ложбинами. Северный болотный массив, удаленный от моря, и южный, выходящий к его берегу, расположены на высоте около 7 м над ур. м. Имеются 2 озера диаметром до 1.5 км и множество более мелких. Озера в болотных котловинах являются остатками обширных заторфованных водоемов; часть их зарастает, а из некоторых вода спущена ручьями. Озера в пределах приподнятой равнины расположены группами в термоэрозионных котловинах. Многочисленные ручьи соединяют озера друг с другом, с болотами и морем. На юго-востоке участка протекает р. Этвыргытгын.

Территорию мы подразделили на следующие ландшафтные участки: приподнятая равнина, северный болотный массив, болотный массив оз. Гытгэн, юго-восточный мелкохолмистый участок и долина р. Этвыргытгын.

Морской климат равнинного восточного берега залива Креста характеризуем данными метеостанции «Залив Креста» («Прикладной климатологический справочник», 1960). Среднегодовая температура воздуха —7.1, среднемесячная июня — 3.3, июля — 8.2, августа — 8.3, января — —20.1°. Число дней со снежным покровом — 219. Среднегодовое количество осадков — 532 мм, из них 296 мм выпадает в теплый период. В течение года и зимой преобладают ветры северных и северо-восточных румбов, а летом — юго-восточных и южных.

Изученная территория из-за особенностей расположения и рельефа подвержена сильному влиянию моря, поэтому климат ее отличается от такового в месте расположения метеостанции бо́льшим количеством осадков, числом дней с туманами и более сильными ветрами.

Распределение снега крайне неравномерное. Глубокие и большие по площади снежники занимают сильно врезанные долины ручьев, подножия склонов холмов и уступов террас на них. Большинство снежников приурочено к склонам южной и юго-западной экспозиций. Сплошная полоса снежного наноса длиной до 5 км и шириной до 150 м лежит до начала августа вдоль обрывов к морю. Малоснежны вершины высоких холмов, плоские участки над обрывом к морю и перегибы террас на склонах холмов. Плато холмов и долина р. Этвыргытгын имеют средний по глубине снежный покров. Котловины озер и северный болотный массив покрыты мощным слоем снега.

Заболоченность исследованного района сильная, однако присутствие песчано-галечных отложений и значительное расчленение рельефа приводят к дренированности части местообитаний. Наиболее сухими являются изолированные останцы высоких террас, сложенные рыхлыми грунтами. Умеренно увлажнены и хорошо дренированы террасы на склонах холмов. Подножия этих террас, где до оттаивания почвы скапливаются талые воды, влажные весной и сухие летом. Средне заболочены все пологие склоны холмов; сильно заболочены озерные котловины, куда собирается вода с окружающих высоких холмов. Сильно увлажнен северный болотный массив; по его краям и в местах впадения в него ручьев встречаются участки с незаросшими «окнами». Болотный массив оз. Гытгэн суше из-за менее мощного снежного покрова и облегченного стока вод в море; наиболее дренирована его приморская часть. На юго-востоке района холмы дренированы плохо, в ложбинах часто встречаются небольшие болота. Грунт у подножия приморских обрывов из-за таяния снежных забоев и ледяных линз переувлажнен в течение всего лета. Устья впадающих в море ручьев имеют форму эстуариев с солоноватой водой.

Вечная мерзлота в районе распространена повсеместно. Наименьшее ее оттаивание (15—20 см) наблюдалось на плоских вершинах гряд и на местах лежания снежников. На вершинах песчано-галечных останцов мерзлота уже в июле опустилась до 0.5 м. В августе в мокрых однородных болотных сообществах поверхность мерзлоты находилась на глубине 40—60, на валиках болотных полигонов — 20—30, в их увлажненных центрах — 40—50 см.

Многочисленные формы мезо-, микро- и нанорельефа, возникшие в результате мерзлотных, солифлюкционных и эрозионных процессов, оказывают влияние на сложение растительного покрова и структуру сообществ.

Песчано-галечные бугры-останцы 10—20 м высоты и до 100 м длины образуются в результате термоэрозионного разрушения морских террас. При таянии обнаженных на склонах линз льда суглинистый субстрат террасы удаляется грязевыми потоками, а нельдистые песчано-галечные включения остаются на месте в виде плосковершинных бугров. На склонах холмов под действием стекающей воды формируется гривово-ложбинный мезорельеф с вытянутыми вниз гривами (40% площади, 0.5 м высоты, 10—30 м ширины и 20—40 м длины) и образующими фон ложбинами-деллями шириной 20 м. На плато суглинистых холмов развит грядово-ложбинный мезорельеф с ориентированными вдоль оси холмов грядами (40% площади, высота 0.5, ширина 10—15, длина 20—30 м) и составляющими фон ложбинами шириной 10—20 м.

Нивальные уступы на пологих склонах холмов расчленены ложбинами на бугры, плавно примыкающие к склону сверху и круто обрывающиеся вниз по склону. Высота уступа бугров 3—5 м, протяженность бугров поперек склона до 30 и вдоль склона — 10—20 м. Ложбины между буграми (30% площади) имеют ширину 10—30 и длину 20—50 м. На крутых склонах песчано-галечных холмов в несколько ярусов в шахматном порядке располагаются террасы (высота 5—7 м, 70% площади). Наклонные поверхности террас вытянуты поперек склона на 40, вдоль — на 10—40 м, крутые их откосы имеют протяженность 15—20 м. Ложбины имеют длину до 30 и ширину 5—10 м.

Грядово-мочажинный микрорельеф с торфяными грядами (40% площади, 10—30 м ширины, 15—100 м длины и 10—20 см высоты) и мочажинами 10—40 м ширины и 20—50 м длины развивается на почти горизонтальных увлажненных участках болот. Группы бугров пучения (гидролакколитов) высотой 1.5, шириной 4—10 и длиной 10—30 м, окруженные мочажинами 4—10 м ширины и занимающими 60—90% площади, встречаются на переувлажненных частях болот. Торфяные бугры байджарахи, образовавшиеся в результате вытаивания ледяных клиньев в полигональных системах, найдены в долинах нескольких ручьев. Полигональный рельеф на суглинистых холмах встречается редко, чаще он образуется в болотных котловинах, где полигоны бывают разных размеров и имеют неодинаково выраженные валики, центральные понижения и трещины.

Из солифлюкционных форм наиболее распространен валиково-мочажинный террасированный микрорельеф, приуроченный к заболоченным склонам холмов. Валики (высота 20—50 см, ширина 0.5—2, длина 1—10 м) ориентированы поперек склона и занимают 40—80% площади. Они чередуются с мочажинами (0.3—3 м ширины, 1—7 м длины). На более крутых склонах песчано-галечных холмов и на эродированных склонах в результате сползания грунта образуются более короткие терраски с пятнами голого грунта между ними. Криотурбационные пятна голого грунта, лежащие ниже окружающей дернины, встречаются редко на плоских вершинах холмов с близко залегающим минеральным субстратом. Округлые минеральные бугры широко представлены на плато холмов. В верхних частях склонов они сменяются овальными буграми (ширина 0.5—2, длина 1—5 м), вытянутыми по склону и занимающими от 30 до 50% его площади. Гривково-ложбинный микрорельеф с чередованием вытянутых по склону гривок (ширина 0.5, длина 2—7 м, высота 10—30 см) и ложбин 0.2—1.5 м ширины и 1—5 м длины образуется на пологих склонах ниже снежников.

Плоскобугристый микрорельеф с бугорками диаметром 1—2 м и высотой 20—40 см, окруженными сетью ложбин шириной 20—50 см, развивается на плато или на пологих склонах песчано-галечных холмов.

Фитогенный нанорельеф формируется пушицей влагалищной *Eriophorum vaginatum* [1] и сфагновыми мхами. Торфяные бугорки (высота 10—30, диаметр 20—40 см), образовавшиеся из кочек отмершей пушицы, характерны для приподнятых частей болотных полигонов. В сильно увлажненных сфагновых сообществах на болотах встречаются плосковершинные бугорки округлой формы (высота 10—20 см, диаметр 0.5—1.5 м, 10—40% площади) из живого сфагнума, подстилаемого плохо разложившимся сфагновым торфом.

По районированию Арктики, предложенному В. Д. Александровой (1977), исследованная территория относится к северной полосе подобласти субарктических тундр тундровой области, а согласно Б. А. Юрцеву (1973, 1974), — приморскому варианту подзоны северных гипоарктических тундр.

Флора сосудистых растений района, выявленная Ю. П. Кожевниковым в 1971 г. (неопубликованные данные) и дополненная автором и М. П. Андреевым, насчитывает 260 видов и стоит в ряду средних по богатству конкретных флор Чукотского полуострова. По составу ее можно определить как арктическую с преобладанием арктоальпийского элемента (61%). Следующие 10 семейств представлены в этом районе наибольшим числом видов: *Poaceae* (34), *Cyperaceae* (27), *Asteraceae* (26), *Caryophyllaceae* (19), *Saxifragaceae* (16), *Brassicaceae* (15), *Ranunculaceae* (14), *Salicaceae* (13), *Rosaceae* (12), *Juncaceae* (10).

Данные о встречаемости и активности видов вычислены на основании 530 геоботанических описаний. Встречаемость выражена отношением числа описаний, в которых вид присутствует, к их общему числу в процентах (в скобках после названия вида). Наиболее часто встречаются следующие 10 видов: *Carex stans* (78), *Salix fuscescens* (60), *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (52),

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по: Юрцев и др. (1979).

Hierochloë alpina (52), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (50), *Diapensia obovata* (49), *Ledum decumbens* (48), *Dryas punctata* (47), *Empetrum subholarcticum* (45), *Betula exilis* (42). К арктоальпийской группе относится 40% видов, к гипоарктической и бореальной — по 30.

Балл активности (в скобках после названия вида) является средним значением покрытия вида во всей совокупности описаний. Наиболее активными оказались следующие 10 видов: *Carex stans* (9.7), *Diapensia obovata* (4.3), *Dryas punctata* (3.7), *Salix sphenophylla* (3.0), *Vaccinium uliginosum* (3.0), *Eriophorum vaginatum* (2.9), *Salix fuscescens* (2.5), *Arctous alpina* (1.9), *Ledum decumbens* (1.7). *Vaccinium vitis-idaea* (1.6). Этот список подтверждает ведущую роль арктоальпийских растений в сложении растительности района.

Пестрота растительного покрова этой равнинной территории обусловлена разнообразием почвообразующих пород, расчленением рельефа, неравномерным распределением снега и влиянием термоэрозионных процессов. Она усиливается неоднородностью сложения, связанной с микро- и нанорельефом.

Для района характерно почти полное отсутствие кустарниковых сообществ. Особенностью его растительности является также развитие разреженных травяных группировок и кустарничковых сообществ, по составу и строению похожих на горно-тундровые фитоценозы. Они расположены на вершинах изолированных песчано-галечных останцов и «островками» — на суглинистых холмах, среди кочкарных пушичников, там, где имеются рыхлые грунты. Другая ее особенность — наличие кустарничково-осоковых зеленомошных эвтрофных болотных сообществ со специфическим набором видов трав, приуроченных к склонам холмов в местах подтока богатых вод. В долинах ручьев и у подножия склонов холмов многочисленны нивальные группировки. На эродированных в разное время склонах представлены разновозрастные стадии формирования растительного покрова.

Фитоценозы пушицы влагалищной занимают большую площадь в плакорных местообитаниях — на почти горизонтальных вершинах и пологих склонах холмов. Однородные пушицевые сообщества встречаются редко, главным образом на плато. На склонах представлены мозаичные сообщества с преобладанием по площади пушицевых микрогруппировок. Фрагменты сообществ пушицы влагалищной встречаются также на повышениях в полигональных и валиково-мочажинных комплексах. Фитоценозы этого вида особенно распространены в юго-восточной части территории. На склонах к болотному массиву оз. Гытгэн отмечены лишайниковые кочкарные пушицевые сообщества с лишайниками из родов *Cladonia* и *Cetraria*.

В районе широко представлены однородные, мозаичные, куртинные и пятнистые кустарничковые сообщества. Наиболее обычны фитоценозы *Diapensia obovata*, встречающиеся на невысоких слабо дренированных буграх, террасированных склонах и ровных вершинах холмов. Дриадовые (*Dryas* sp. sp.) сообщества занимают наиболее сухие и бесснежные повышения. *Arctous alpina* господствует на заснеженных дренированных буграх и уступах террасированных склонов. Ивняки из *Salix sphenophylla* характерны для мест стоянок оленеводов, поселений сусликов и участков с естественно нарушенной растительностью. Шикшевые (*Empetrum subholarcticum*) сообщества приурочены к сухим дренированным склонам холмов, сообщества *Cassiope tetragona* — к умеренно заснеженным и хорошо дренированным склонам, голубичники из *Vaccinium uliginosum* — к ложбинам и подножиям склонов со значительной заснеженностью и близким залеганием гальки, ивняки из *Salix chamissonis* — к заснеженным берегам ручьев.

На пологих склонах супесчаных холмов развиты кустарничковые пятнисто-террасированные сообщества (площадь пятен 30—60%) с господством дриад, диапензии и *Salix sphenophylla*. На более крутых склонах куртины (площадь 50—60%) из дриад, *Salix sphenophylla*, *S. arctica*, зеленых мхов и лишайников чередуются с полосами голого грунта.

Сообщества *Betula exilis* встречаются на буграх байджарахах, на повышениях в микрокомплексах на плато холмов, на болотах, по склонам холмов и в ложбинах на юго-востоке изученной территории. Березка вместе с *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* участвует в сло-

жении кустарничковых микрогруппировок мозаичных сообществ. Высота ее везде не превышает 20 см.

Низкие разнотравно-моховые ивняки из *Salix pulchra* описаны на террасах р. Этвыргытгын. Стелющиеся кусты этой ивы до 15 см высотой слагают вместе с *S. fuscescens* и березкой кустарниковый ярус в мозаичных сообществах. Фитоценозы с участием *Salix pulchra*, *S. chamissonis* и нескольких видов трав приурочены к хорошо заснеженным и увлажненным склонам. Однородный ивняк, образованный *S. arctica* высотой 20 см, описан в ложбине на крутом южном склоне песчано-галечного холма. В мозаичных сообществах эта ива (высотой 5—10 см) вместе с другими видами ив и кустарничками слагает кустарничковый ярус. Она особенно характерна для сусликовин, осыпающихся и термоэрозионных склонов.

Мозаичные сообщества с доминированием *Salix glauca* обнаружены в ложбинах на эродированном склоне. Только здесь встречено сообщество редкого в районе вида *Salix alaxensis*. Слабо сомкнутые сообщества *Salix nummularia* с разнотравьем приурочены к песчаным островам в пойме реки. Несомкнутые группировки галофитов (*Mertensia maritima*, *Honckenya peploides*, *Senecio pseudoarnica*) встречаются на галечных валах по берегу моря.

Травяные куртинные группировки с площадью куртин 15—20% и почти полным отсутствием мхов и лишайников образуются на малоснежных зимой вершинах останцов. В них были найдены *Draba stenopetala*, *Eritrichium tschuktschorum* и редкий на Чукотском полуострове вид *Dicentra peregrina*.

В разреженных нивальных группировках в глубоких ложбинах ручьев с фрагментами разнотравно-моховой дернины на сыром суглинке господствуют *Carex tripartita*, *Phippsia algida*, *Rumex arcticus*, несколько видов камнеломок и лютиков. На заснеженных и эродированных склонах морского берега развиваются несомкнутые группировки с *Cerastium beeringianum*, *Stellaria monantha*, *Sagina intermedia*, *Arabis umbrosa*, *Draba juvenilis*, *Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*.

Сообщества с преобладанием злаков характерны для нарушенных местообитаний и берегов озер и моря. К дренированным местам над эродированными склонами приурочены кустарничково-злаковые моховые сообщества с господством *Arctagrostis arundinacea*, а к ложбинам — разнотравно-дюпонциевые (*Dupontia psilosantha*) зеленомошные сообщества. По берегам озер в котловинах часто образуется кайма из *Arctophila fulva*. Разнотравно-арктофиловые сообщества с травостоем до 70 см высоты обычны по берегам загрязненных отбросами луж на окраинах пос. Конергино. На засоленных берегах эстуариев ручьев и на косах у поселка развиты сообщества *Calamagrostis deschampsioides*, а на высоком приморском валу — группировки *Leymus villosissimus*.

К поселениям сусликов приурочены кустарничково-разнотравно-злаковые сообщества, в которых *Arctagrostis arundinacea* и *Leymus interior* имеют покрытие 40—70%.

Carex lugens встречается только как второстепенный вид в мозаичных кустарничковых и березковых сообществах на плато высоких холмов. *C. stans* — наиболее распространенный и активный вид в районе, формирует самостоятельные сообщества или вместе с другими видами доминирует во многих болотных и заболоченных сообществах. На сильно увлажненных днищах полигонов эта осока, иногда вместе с *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum* и *E. medium*, образует разреженные (сомкнутость 15—30%) группировки с илом или угнетенными мхами на дне. Высокие и густые безмоховые осочники с примесью *Dupontia psilosantha*, *Caltha arctica*, *Comarum palustre* и *Eriophorum polystachyon* приурочены к руслам ручьев и проточно увлажненным местам на болотах, а осочники с ярусом зеленых мхов — к проточно увлажненным ложбинам на склонах холмов.

Топяные безмоховые осочники с господством *Carex rotundata* близки по условиям местообитания к сообществам *C. stans*.

Фитоценозы *Eriophorum medium* и *E. polystachyon* встречаются редко, чаще эти виды господствуют в понижениях мозаичных сообществ, причем первый доминирует на днищах болотных полигонов, а второй — на заболоченных и сильно заснеженных склонах. Сообщества *Carex glareosa* найдены на сырых эродированных склонах в озерную котловину, а *C. subspathacea* — только на морской косе у поселка.

В болотных озерах и ручьях встречаются безмоховые группировки *Caltha arctica* и *Comarum palustre* в виде чистых зарослей и в смеси с *Carex stans*, *Dupontia psilosantha* и *Hippuris lanceolata*. Сообщества с большим количеством *Rubus chamaemorus* приурочены к торфяным буграм на плато холмов и в болотных массивах.

Мозаичные эвтрофные разнотравно-кустарничково-осоковые лишайниково-зеленомошные болотные сообщества встречаются на плоских вершинах холмов и у их подножий, в местах с сильной заснеженностью и устойчивым подтоком богатых вод. В них на повышениях выражены осоково-кустарничковые лишайниково-зеленомошные, а в мочажинах — разнотравно-осоковые зеленомошные группировки. Этим фитоценозам свойственны *Betula exilis*, *Salix chamissonis*, *S. fuscescens*, *S. reticulata*, *Dryas* sp., *Vaccinium uliginosum*, *Carex stans*, *C. misandra*, *C. vaginata*, *C. lugens*, *C. rariflora*, *Juncus biglumis*, *Pedicularis oederi*, *Bekwithia chamissonis*, *Senecio kjellmanii*; лишайники: *Siphula ceratites*, *Thamnolia vermicularis*; мхи: *Dicranum* sp., *Drepanocladus* sp., *Oncophorus wahlenbergii*, *Ptilidium ciliare* и водоросль *Stratonostoc commune*.

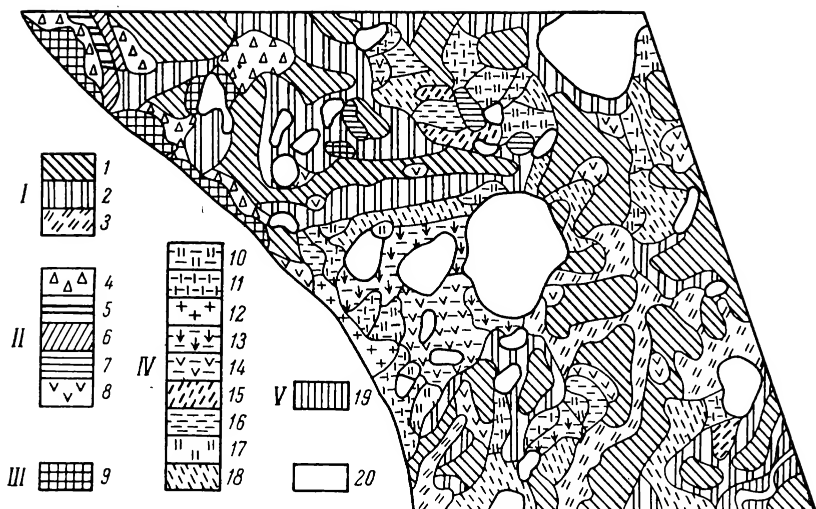
Сообщества с господством сфагновых мхов и разреженным ярусом из *Carex stans*, *Eriophorum medium* и *Salix fuscescens* приурочены большей частью к северному болотному массиву. Зеленомошно-сфагновые фитоценозы своеобразной горизонтальной структуры состоят из травяно-моховых микрогруппировок мочажин с *Carex rotundata*, *Hierochloë pauciflora* и сфагновых плосковершинных округлых бугорков (30—40%) с угнетенными *Salix fuscescens*, *Betula exilis*, *Empetrum subholarcticum*, *Luzula wahlenbergii*.

Фитоценозы с господством зеленых мхов встречаются в сильно заснеженных местах с проточным увлажнением. На галечной террасе речки описано кустарничково-травяно-зеленомошное (*Drepanocladus uncinatus*) сообщество с *Salix chamissonis*, *Comarum palustre*, *Carex stans*, *Viola epipsiloides*; травяно-зеленомошное (*Drepanocladus uncinatus*) сообщество с *Puccinellia borealis*, *Koenigia islandica*, *Ranunculus pygmaeus* описано в ложбине на эродированном склоне к морю; ивково-зеленомошный (*Aulacomnium palustre*) фитоценоз с *Salix chamissonis* и *S. reticulata* — в углублении на склоне останца, а ивково-травяно-зеленомошное (*Tomenthypnum nitens*) сообщество с *Salix reticulata* и *Equisetum arvense* — у подножия эродированного склона холма к озеру.

Лишайниковые сообщества встречаются в условиях как минимальной, так и максимальной заснеженности. В куртинных дриадово-лишайниковых группировках на обдуваемых гребнях песчано-галечных останцов накипные лишайники имеют покрытие 30, кустистые из родов *Cornicularia* и *Alectoria* — 15, эпилиты — 10%. На месте снежников образуются кустарничково-травяно-мохово-лишайниковые группировки с лишайниками (*Cetraria delisei*, *Pertusaria* sp.), *Salix polaris*, *Trisetum spicatum*, *Oxyria digyna*, *Carex tripartita*. Торфяные повышения в болотах заняты осоково-кустарничково-мохово-лишайниковыми фитоценозами с *C. stans*, *Betula exilis* и *Ledum decumbens*. Лишайники (покрытие 60—90%) представлены видами из родов *Pertusaria*, *Ochrolechia*, а также *Cetraria cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cornicularia divergens*, *Asachinea chrysantha*.

На карте растительности исследованного участка (см. рисунок) показаны только территориальные единицы (фитоценохоры) нескольких типов, связанные главным образом с криогенными формами рельефа. В легенде все они объединены на основании фитоценотической близости и приуроченности к сходным типам местообитаний в выделы, характеризующие растительность крупных элементов рельефа.

I. Растительность суглинистых холмов. *1* — комплексы бруснично-кочкарнопушицевых мохово-лишайниковых сообществ на грядах и багульниково-осоково-кочкарнопушицевых лишайниково-моховых сообществ в ложбинах на плато; *2* — комплексы сообществ верхних, средних и нижних частей склонов: багульниково-осоково-кочкарнопушицевых лишайниково-моховых на гривах и голубично-разнотравно-осоковых лишайниково-моховых болотных в ложбинах верхних частей склонов, разнотравно-березково-голубичных лишайниково-моховых на гривах и голубично-кочкарнопушицево-осоковых зеленомошных в ложбинах средних частей склонов, голубично-берез-



Карта растительности участка на восточном берегу залива Креста.

ково-осоковых зеленомошно-сфагновых на гривах и ивово-осоковых сфагновых в ложбинах нижних частей склонов; *3* — сочетания осоково-березковых зеленомошных, осоково-ивовых сфагново-зеленомошных и ивово-многоколосково-пушицево-осоковых сфагновых сообществ в ложбинах между низкими холмами.

II. Растительность песчано-галечных холмов и «островов» легкого грунта на суглинистых холмах. *4* — сочетания травяно-ивково-дриадовых, ивково-дриадовых мохово-лишайниковых и травяно-ивково-диапензиевых лишайниково-моховых сообществ на плато; *5* — комплексы злаково-разнотравных группировок, куртинных травяно-ивково-дриадовых моховых, травяно-ивково-дриадовых мохово-лишайниковых сообществ и разнотравных нивальных группировок на гривах и травяно-ивково-дриадовых, травяно-арктоусово-дриадовых моховых и ивово-осоковых лишайниково-моховых сообществ в ложбинах на крутых склонах; *6* — растительность террасированных склонов с несколькими ярусами террас (в каждом ярусе представлены комбинации сообществ на плато террас, на их склонах и в ложбинах между террасами): на плато террас — комплексы злаково-диапензиево-дриадовых лишайниково-моховых сообществ на гривках и злаково-голубично-арктоусовых лишайниково-моховых сообществ в ложбинах, на их склонах — сочетания куртинных разнотравно-диапензиево-дриадовых лишайниковых, разнотравно-кассиопеево-диапензиевых и арктоусово-голубичных лишайниково-моховых сообществ, в ложбинах между террасами — сочетания травяно-ивково-дриадовых лишайниково-моховых и разнотравно-кустарничково-осоковых моховых болотных сообществ; *7* — сочетания разреженных разнотравных группировок, куртинных травяно-ивково-дриадовых мохово-лишайниковых и злаково-арктоусово-брусничных лишайниково-моховых сообществ на плато; травяно-шикшево-диапензиевых мохово-лишайниковых, багульниково-брусничных лишайниково-моховых, шикшево-брусничных лишайниково-моховых сообществ на заснеженных склонах и бобово-рододендроново-дриадовых лишайниковых, кассиопеевых мохово-лишайниковых, осоково-бруснично-багульниковых мохово-лишайниковых и разнотравно-кустарничково-осоковых лишайниково-моховых болотных сообществ на малоснежных склонах песчано-галечных останцов; *8* — сочетания куртинных дриадовых лишайниковых, пятнистых травяно-голубично-диапензиевых мохово-лишайниковых, осоково-голубичных лишайниково-моховых и разнотравно-кустарничково-осоковых моховых болотных сообществ песчано-галечных участков на плато суглинистых холмов.

III. Растительность эродированных склонов холмов. *9* — комплексы ивово-осоково-арктагростисовых лишайниково-моховых

и ивово-осоковых сообществ на гривках и сердечниково-арктофиловых моховых и осоково-ивовых зеленомошных сообществ в ложбинах на склонах с молодой эрозией, комплексы ивово-ивково-нардосмиево-арктагростисовых лишайниково-моховых, ивово-дриадово-травяных лишайниково-моховых и ивово-дриадово-арктагростисовых лишайниково-моховых сообществ на гривках и ивово-ивково-разнотравно-осоковых моховых и ивово-осоковых моховых сообществ — в ложбинах на давно заросших эрозионных склонах.

IV. Растительность болотных котловин. *10* — полигональные валиково-мочажинные комплексы осоково-голубично-багульниковых мохово-лишайниковых сообществ на валиках и разреженных пушицево-осоковых водных сообществ в мочажинах; *11* — полигональные сфагновобугристые комплексы ивово-осоково-зеленомошно-сфагновых сообществ на буграх и пушицево-осоково-сфагновых сообществ в ложбинах; *12* — полигональные торфянобугристые комплексы багульниково-осоково-кочкарнопушицевых моховых сообществ на буграх и осоково-пушицево-сфагновых сообществ в трещинах; *13* — грядово-мочажинные комплексы кустарниково-осоковых лишайниково-сфагновых сообществ на грядах и разреженных пушицево-осоковых водных сообществ в мочажинах; *14* — бугристо-мочажинные комплексы осоковых мертвопокровных на молодых или осоково-березковых лишайниково-моховых сообществ на старых буграх и разреженных пушицево-осоковых водных сообществ в мочажинах; *15* — сочетания разреженных разнотравных водных группировок, дюпонциево-осоковых зеленомошно-сфагновых водных и осоковых сфагновых водных сообществ в зарастающих болотных водоемах; *16* — сочетания разреженных пушицево-осоковых водных, разнотравно-осоковых со сфагнумами водных и березково-осоковых зеленомошно-сфагновых сообществ в переувлажненных понижениях; *17* — сочетания разреженных осоковых водных, осоковых со сфагнумами водных и осоково-сфагновых сообществ в котловинах спущенных озер; *18* — сочетания разреженных разнотравно-осоково-сфагновых и кустарниково-осоково-сфагновых сообществ в умеренно увлажненных частях однородных болот.

V. Растительность речных долин. *19* — сочетания разреженных травяно-кустарничковых группировок на галечниках, ивовых и березковых разнотравно-зеленомошных сообществ на высоких пойменных террасах, дриадовых, диапензиевых, шикшевых и голубичных лишайниково-моховых сообществ на песчаных и ивово-пушицево-осоковых зеленомошных болотных сообществ на суглинистых надпойменных террасах; *20* — водоемы.

Кратко сформулируем общие закономерности растительности исследованного района. Зональными являются распространенные на плакорах бруснично-кочкарнопушицевые лишайниково-моховые сообщества, эдафические варианты зональной растительности на легких субстратах — травяно-кустарничковые лишайниково-зеленомошные сообщества с господством диапензии, а на тяжелых — полигонально-валиковые комплексы с морошково-кустарничково-кочкарнопушицевыми мохово-лишайниковыми на валиках и березково-осоково-моховыми сообществами в понижениях.

В связи с тем что состав и структура кочкарнопушицевых сообществ (занимающих плакоры в тундрах к востоку от р. Лены) очень мало изменяются в разных подзонах, для решения вопросов зональной принадлежности территории необходимо привлекать сведения о растительности внеплакорных местообитаний.

Упомянутые ранее особенности растительности изученной территории (отсутствие кустарниковых зарослей, большая роль арктоальпийских видов в сложении сообществ и др.) возникли под влиянием местных особенностей климата и рельефа. В условиях морского климата и равнинного рельефа сформировались склоны малой протяженности с крайне неравномерным распределением обильного здесь снега. На таких склонах выражены лишь две группы типов местообитаний: малоснежные в верхних и сильно заснеженные в нижних частях склонов. Умеренно заснеженные экотопы здесь отсутствуют или заболочены, поэтому в районе нет подходящих условий для формирования склоновых ивняков, характерных для южного варианта подзоны северных гипоарктических тундр. Кустарничковые сообщества встречаются на малоснежных повышениях до-

вольно часто для этого заболоченного и равнинного района. Занимаемые ими площади, по-видимому, имеют тенденцию увеличиваться из-за термоэрозионных процессов, свойственных также и другим приморским равнинам Чукотского полуострова. Таким образом, на восточном берегу залива Креста под влиянием морского климата сформировалась растительность с признаками, характерными для приморского варианта подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973, 1974).

Имеющиеся у нас сведения о растительности сопредельных горных и равнинных пространств с континентальным климатом помогают решить вопрос о зональной принадлежности территории. Так, по устному сообщению геолога Ю. В. Крюкова, в долинах невысоких гор, окаймляющих приморскую равнину с севера и востока в 40 км от побережья, встречены заросли ольховника, что свойственно «островам» южных гипоарктических тундр на Чукотском полуострове. В межгорных долинах, удаленных на 150 км к северу от берега моря, развита растительность, характерная для южного варианта подзоны северных гипоарктических тундр (Катенин, 1974). Следовательно, изменение растительности на равнинном восточном берегу залива Креста, обусловленное близостью моря, привело к нарушению последовательного расположения вариантов подзоны северных гипоарктических тундр, т. е. к их инверсии.

Б. А. Юрцев (1973, 1974) рассматривает растительность приморской полосы как особый приморский вариант подзоны северных гипоарктических тундр, противопоставляя его южному варианту этой же подзоны, однако такое противопоставление неправомерно, так как общий результат воздействия морского климата на растительность не равнозначен изменениям, происходящим в растительности под влиянием климата более высоких широт.

Основываясь на еще не опубликованных материалах по району нижнего течения р. Амгуэмы, мы считаем, что северный вариант подзоны северных гипоарктических тундр представлен на Ванкаремской низменности в некотором удалении от побережья. В связи с этим растительность восточного берега залива Креста следует рассматривать как приморский аналог северного варианта подзоны северных гипоарктических тундр.

Полоса растительности, измененной под воздействием морского климата, тянется вдоль всего побережья Чукотского полуострова, она шире в равнинных и уже в горных его частях. При этом несомненно, что растительность приморской полосы на северном и южном берегах полуострова не может быть одинаковой. Возможно, что на северном побережье представлен приморский аналог подзоны арктических тундр.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Гасанов Ш. Ш.* Строение и история формирования мерзлых пород Восточной Чукотки. М.: Наука, 1969. 168 с. — *Катенин А. Е.* Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения реки Амгуэмы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1583—1595. — *Прикладной* климатологический справочник Северо-Востока СССР / Под ред. Н. К. Клюкина. Магадан: Кн. изд., 1960. 427 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 7, с. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщения 1, 2. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 5, с. 111—122; вып. 6, с. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.
Получено 12 V 1983.

SUMMARY

The studied area is situated in the belt strongly affected by the oceanic climate and belongs to the maritime analogue of the northern variant of the subzone of northern hypoarctic tundras. Its flora is of arctic character and shrub willow stands occur only in the river valleys. Flat hill tops are inhabited by the tussocky cotton-grass communities. On elevations with sandy soils low shrub tundras predominate. Low shrub-sedge eutrophic swamp communities are characteristic for the hill slopes, whereas nival herbaceous communities occur mostly in the snowbeds at the foot-hills. On loamy hill slopes thermoerosion phenomena are frequently observed. On wet lowlands polygonal, ridge-hollow and hummocky bog complexes alongside with the homogenous sedge and sphagnum bogs predominate.

УДК 581.524 4(23.03) (571.52)

В. П. Седельников

ВЫСОКОГОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НАГОРЬЯ САНГИЛЕН (Тувинская АССР)

V. P. SEDELNIKOV. ALPINE VEGETATION OF THE SANGILEN PLATEAU (TUVA ASSR)

Дана характеристика высокогорной растительности нагорья Сангилен — района, расположенного на стыке двух природных зон северного полушария: таежной и пустынно-степной. Показано, что большинство высокогорных сообществ имеет довольно строгую высотную приуроченность, что позволило выделить три подпояса высокогорной растительности. На нагорье проходит южная граница распространения высокогорных альпинотипных лугов и северная — высокогорных степей и криофитных подушечников, характерных для более аридных южных высокогорий.

Нагорье Сангилен, расположенное в юго-восточной части Тувинской АССР, является одним из наименее затронутых хозяйственной деятельностью регионов Алтае-Саянской горной области. Географическое положение нагорья в зоне контакта двух природных зон северного полушария наложило свой отпечаток и на характер растительности. Здесь проходит южная граница распространения высокогорных лугов и северная граница распространения сообществ, свойственных высокогорьям аридной зоны, что несомненно представляет большой научный интерес. В литературе же имеются только отрывочные сведения (Соболевская, 1950; Калинина, 1957), дающие лишь общую характеристику высокогорной растительности всей Тувы.

В последние годы началось интенсивное освоение высокогорной растительности, что приведет к нарушению многих фитоценозов и даже к их частичному уничтожению, поэтому представляется целесообразным дать характеристику современного растительного покрова высокогорной части нагорья, отметить основные закономерности высотного распределения сообществ, особенности их структуры и флористического состава. Одновременно это восполнит в некоторой мере один из пробелов, существующих в геоботанической характеристике высокогорной растительности Алтае-Саянской горной области.

В основу работы положены материалы, собранные автором в 1978—1979 гг. во время экспедиции по изучению растительного покрова Тувинской АССР, организованной лабораторией геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (ЦСБС).

Нагорье Сангилен является частью мирового водораздела между бассейном Северного Ледовитого океана и бессточной областью Центральной Азии. Нагорье представляет собой высокое плато, образованное сильно приподнятыми тектоническими блоками. Современный высокогорный рельеф характеризуется сочетанием обширных равнинно-холмистых водоразделов с отдельными гольцовыми вершинами и группами вершин, достигающими высоты 3500 м.[1] Большинство рек (Балыктык-Хем, Каргы) и их притоков, берущих начало в высокогорной части нагорья, имеет в верховьях чашеобразные долины. На выровненных водоразделах распространены микродепрессии, в которых застаивается холодный воздух и наблюдается повышенное увлажнение.

Положение нагорья в центре азиатского материка обусловливает его резко континентальный климат. Отсутствие на территории высокогорий метеостан-

[1] Здесь и далее указаны высоты над уровнем моря.

ций затрудняет характеристику климата, однако литературные данные («Природные условия Тувинской автономной области», 1957) и собственные наблюдения позволяют наметить некоторые общие закономерности. Летний сезон как таковой в высокогорьях практически отсутствует и заменяется теплым периодом, для которого характерны резкие колебания температуры дня и ночи и систематическое снижение температуры ниже 0° С. Устойчивый снежный покров устанавливается в первой половине сентября и сходит в мае. Выпадение твердых осадков наблюдается в течение всего теплого периода. По сравнению с нижележащими поясами в высокогорьях резко возрастают количество осадков и влажность воздуха; большое значение имеет конденсация влаги в ночное время, особенно на щебнистых местообитаниях. Относительно большое количество осадков, конденсация влаги на поверхности почвы и малое испарение приводят к тому, что в высокогорьях (по сравнению с нижележащими поясами) практически не встречается сухих местообитаний.

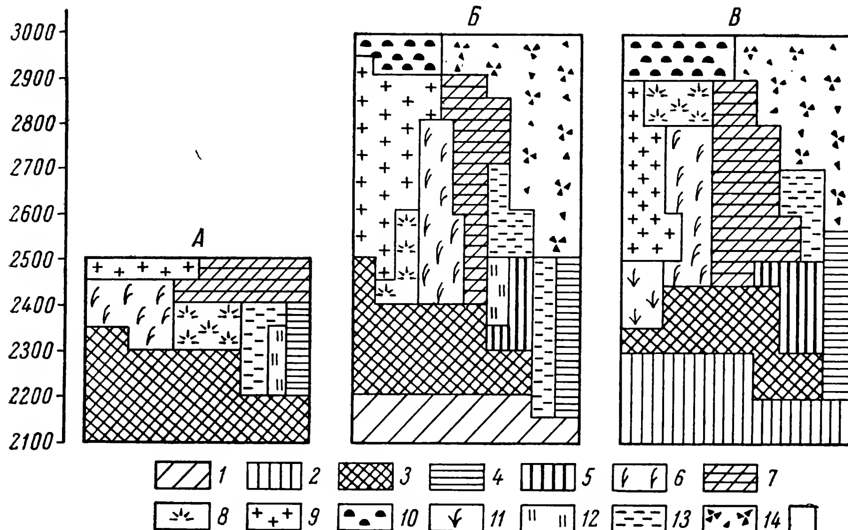
Почвенный покров высокогорий в основном сформирован на карбонатных породах и представлен каменистыми примитивными почвами, дерново-перегнойными горно-тундровыми, поверхностно-глеевыми горно-тундровыми, горно-луговыми и черноземовидными луговостепными (Носин, 1963). Широкое распространение карбонатных пород, особенно на водоразделах, в сочетании с маломощными почвами наложило отпечаток на видовой состав и структуру высокогорных сообществ: усилилась фитоценотическая роль кальцефильных видов и их синузий, в ряде случаев сформировались сообщества, свойственные только карбонатным местообитаниям.

Большое влияние на структуру растительного покрова оказывает зимнее перераспределение снега под влиянием постоянно дующих ветров, в результате чего происходят сдувание снега с наветренных склонов, гольцовых вершин, водораздельных хребтов и его аккумуляция в микропонижениях, чашеобразных верховьях речных долин, на пологих подветренных склонах.

Нижняя граница высокогорной растительности проходит на высоте 2100—2200 м в периферической части нагорья и 2200—2300 в его центральной части. Верхняя граница обусловлена высотой горных поднятий и в некоторых случаях достигает 3500 м. Переход от нижележащего лесного пояса к высокогорному осуществляется через полосу лиственничных редколесий. Уже с высоты 1900—2000 м начинается изреживание древостоя, в кустарниковом ярусе все более существенную ценотическую роль приобретает *Betula rotundifolia* Spach, в наземном — кустистые лишайники из родов *Cladina* и *Cetraria*. Образуется переходная полоса лишайниково-ерниково-лиственничных редколесий, достигающая на пологих склонах 200 м ширины. В зоне контакта с высокогорной растительностью сомкнутость древесного яруса не превышает 0.2, высота *Larix sibirica* Ledeb. — 5—8 м, кустарниковый же ярус представляет собой практически чистые заросли *Betula rotundifolia*. Корреляционный анализ ценотической роли *Larix sibirica* и *Betula rotundifolia* в ерниково-лиственничных редколесьях показал, что *Larix sibirica* не оказывает влияния на встречаемость и покрытие видов в данных фитоценозах; *Betula rotundifolia*, наоборот, довольно тесно связана со многими видами положительными или отрицательными связями. Таким образом, в зоне перехода от лесного к высокогорному поясу наблюдается потеря эдификаторных качеств доминантом лесного пояса *Larix sibirica* и переход их к высокогорному доминанту — *Betula rotundifolia*.

На всем протяжении высокогорной части нагорья четко прослеживаются закономерности в вертикальном распространении сообществ (см. рисунок). Нижнюю часть пояса до высот 2300—2400 м занимают кустарниковые тундры с господством *B. rotundifolia* и *Rhododendron adamsii* Rehd., вытесняемые в центральной (более аридной) части на южных склонах крутизной 15—20° ценозами с доминированием микротермных дерновинных злаков *Festuca altaica* Trin., *Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb., *Helictotrichon mongolicum* (Roshev.) Henrard, *H. hookeri* (Scribn.) Henrard.

С высот 2300—2400 м в растительном покрове господствуют сообщества с доминированием *Festuca sphagnicola* B. Keller, *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol., *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz., *Dryas oxyodonta* Juz. и кустистых лишайников из родов *Cetraria*, *Cladonia*, *Cladina*. И, наконец, в центральной,



Высотное размещение сообществ.

А — в периферической части нагорья, *Б* — в центральной части нагорья (северный склон), *В* — в центральной части нагорья (южный склон); *1* — лишайниково-ерниковое лиственничное редколесье, *2* — травянисто-ерниковое лиственничное редколесье, *3* — лишайниково-ерниковая тундра, *4* — осоково-моховоерниковая тундра, *5* — лишайниково-рододендровая тундра, *6* — овсяницевая тундра, *7* — кобрезиевая тундра, *8* — лишайниковая тундра, *9* — дриадовая тундра, *10* — криофитные подушечники, *11* — высокогорные степи, *12* — низкотравные альпийские луга, *13* — мохово-осоковый заболоченный субальпийский луг, *14* — скалы, осыпи; светлый квадрат соответствует 5% площади в 100-метровой высотной полосе. На оси ординат — высота над уровнем моря, м.

наиболее возвышенной части нагорья на высотах более 2900 м встречаются ценозы с господством гекистотермных подушечников — *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., *Sibbaldia tetrandra* Bunge и значительной примесью *Saxifraga oppositifolia* L. и *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey.

Подобные сообщества не свойственны горам юга Сибири и являются типичными представителями средне- и центрально-азиатской высокогорной растительности (Овчинников, 1941; Камелин, 1979).

Довольно четкая приуроченность сообществ к определенным высотным границам позволяет подразделить растительность высокогорного пояса нагорья Сангилен на три подпояса: 1) кустарниковых горных тундр, 2) кустарничковых и травянистых горных тундр, 3) подушковидной растительности. Для каждого из подпоясов характерна группа видов, имеющих наивысшую встречаемость в сообществах данного подпояса и низкую встречаемость (ниже 10%) в сообществах других подпоясов. Так, для подпояса кустарниковых тундр это монтанные виды: *Poa sibirica* Roshev., *Rumex acetosa* L., *Trollius asiaticus* L., *Cardamine macrophylla* Willd., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Mertensia davurica* (Pall. ex Sims) G. Don fil., *Veratrum lobelianum* Bernh.; для подпояса кустарничковых и травянистых тундр — альпийцы и арктоальпийцы: *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. fil., *F. sphagnicola*, *Carex stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz., *Luzula sibirica* V. Krecz., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Minuartia verna* (L.) Hiern, *Silene chamarensis* Turcz., *Potentilla nivea* L., *Oxytropis alpina* Bunge, *Sajania monstrosa* (Willd. ex Spreng.) M. Pimen., *Pachypleurum alpinum* Ledeb.; для подпояса подушечников — гекистотермные альпийцы и арктоальпийцы: *Potentilla biflora*, *Saxifraga oppositifolia*, *Sibbaldia tetrandra*, *Rhodiola quadrifida*, *Saxifraga flagellaris* Willd. ex Sternb., *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge.

Проведенный анализ флористического сходства подпоясов при помощи коэффициента сходства—различия (Малышев, 1972) дал следующие результаты: между подпоясом кустарниковых тундр и подпоясом кустарничковых и травянистых тундр — 0.2; кустарниковых и подпоясом подушковидной растительности — 0.6; подпоясом кустарничковых и травянистых тундр и подпоясом подушковидной растительности — 0.1, т. е. и с флористических позиций имеется достаточно оснований для выделения подпоясов.

Кроме сообществ, имеющих определенную подпоясную приуроченность, для нагорья характерны также ценозы, тесно связанные с повышенными мощ-

ностью снежного покрова и увлажнением в вегетационный период и встречающиеся в двух нижних подпоясах, — это альпинотипные луга, развивающиеся на местах снежных забоев, осоково-мохово-ерниковые тундры чашеобразных верховий речных долин и мохово-осоковые заболоченные луга гольцовых террас с близким уровнем грунтовых вод.

Таковы общие закономерности высотного распределения сообществ, характеристика которых приводится ниже.

Лишайниково-ерниковые тундры. Сообщества с доминированием *Betula rotundifolia* и содоминированием кустистых лишайников являются основным компонентом растительного покрова подпояса кустарниковых тундр. Ерниковые фитоценозы характеризуются высоким проективным покрытием (до 90%) и трехъярусной вертикальной структурой. На всех описанных пробных площадях четко выделяются кустарниковый, травянистый, лишайниковый ярусы, последний из которых имеет в свою очередь довольно хорошо выраженную вертикальную микроструктуру. Для выявления особенностей вертикальной структуры ерниковых фитоценозов в различных частях высокогорий были заложены пробные площади размером 100 м² с регулярной выборкой в каждой из них 100 площадок 10×10 см, что позволило определить синузиальную структуру сообществ. Для ерниковых ценозов оказались характерными шесть синузий высших растений и шесть синузий лишайников.[2]

Синузии высших растений: 1) психрофильных высокогорных листопадных кустарников (*B. rotundifolia*, *Salix glauca* L.); 2) вечнозеленых кустарников (*Juniperus sibirica* Burgsd., *J. pseudosabina* Fisch. et Mey.), 3) бореальных вечнозеленых кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* L.); 4) психрофильных вечнозеленых кустарничков (*Empetrum nigrum* L.); 5) психрофильных листопадных высокогорных кустарничков (*Salix rectijulis* Ledeb. ex Trautv., *S. reticulata* L.); 6) кальцефильных травянистых видов (*Kobresia simpliciuscula*, *Carex rupestris* All.); синузии лишайников: 7) фотофильных кустистых лишайников (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad.); 8) петрофильных кустистых лишайников (*C. nivalis* Ach., *C. ericetorum* Opiz); 9) листоватых лишайников (*Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln., *P. canina* Willd.); 10) накипных напочвенных лишайников (*Lecidea limosa* Ach., *Biatora granulosa* (Ehrh.) Flot., *Pertusaria trochiscea* Norm.); 11) накипных эпифлеодных лишайников (*Lecidea glomerulosa* Steud., *Lecanora chlarona* (Ach.) Nyl., *Buellia punctata* (Hoffm.) Massal.); 12) листоватых лишайников на ветвях и стволах *Betula rotundifolia* (*Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *Hypogymnia bitteri* (Lynge) Ahti).

Все выделенные синузии определяют ярусную структуру ерниковых фитоценозов. Так, основу кустарникового яруса слагает синузия психрофильных высокогорных листопадных кустарничков, в этот же ярус входят и синузии накипных эпифлеодных и листоватых лишайников, развивающихся на *Betula rotundifolia*. Травянистый ярус фитоценозов южных склонов и пологих вершин сложен преимущественно синузией кальцефильных травянистых видов, которые на северных склонах замещаются синузиями мезофильных бореальных вечнозеленых и психрофильных вечнозеленых шпалерных кустарничков. Лишайниковый ярус имеет наиболее сложную синузиальную структуру. Синузии кустистых, листоватых и накипных лишайников незначительно различаются по высоте, поэтому говорить о выделении соответствующих ярусов вряд ли правомерно, но выделение их в качестве микроярусов вполне допустимо. На основании доминирования определенных синузий в лишайниковом ярусе выделяются следующие микроярусы: верхний с доминированием синузий фотофильных кустистых и петрофильных кустистых лишайников; средний микроярус представлен синузией тенелюбивых и влаголюбивых листоватых лишайников и нижний микроярус — синузией напочвенных лишайников. Наиболее полно все выделенные синузии представлены в ерниковых ценозах, развитых на пологих (крутизной до 10°) склонах и выровненных вершинах, сложенных карбонатными породами. В местообитаниях с кислыми породами (редко встречающимися в высокогорной части нагорья) выпадают синузии кальцефильных видов, что приводит к уп-

---

[2] Определение лишайников сделано сотрудником ЦСБС Н. В. Седельниковой.

рощению синузиальной и ярусной структуры сообществ. С увеличением крутизны склонов и возрастанием щебнистости почвы выпадает синузия мезофильных бореальных кустарничков. Кроме того, величина проективного покрытия синузии листовых лишайников, слагающих средний микроярус, положительно коррелирует с проективным покрытием кустарникового яруса.

Из видов, имеющих низкое обилие, но высокую встречаемость в ерниковых фитоценозах, отметим *Poa sibirica*, *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv., *Rumex acetosa*, *Polygonum bistorta* L., *Trollius asiaticus*, *Cardamine macrophylla*, *Geranium albiflorum*.

Ерниковые тундры имеют существенное водоохранное значение и являются местом истоков многих рек и ручьев.

В центральной, наиболее аридной части нагорья происходит незначительное сокращение площадей ерников за счет появления на южных склонах остепненных участков и лишайниково-рододендровых тундр.

Лишайниково-рододендровые фитоценозы строго приурочены к карбонатным породам. Доминирует *Rhododendron adamsii*, к которому часто в большом обилии примешивается также кальцефильный вид *Caragana jubata* (Pall.) Poir. Как правило, распределение видов в сообществах пятнистое, ярусность выражена очень слабо. Общее проективное покрытие может достигать 80%, главным образом за счет доминирующего вида. Наземный ярус образован в основном петрофильными лишайниками *Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) Massal., *Cetraria tilesii* Ach. Средняя видовая насыщенность — 17 видов на площади 100 м², встречаемость выше 30% имеют только петрофильные высокогорные виды *Dryas oxyodonta*, *Saxifraga oppositifolia*, *Salix berberifolia* Pall., которые являются характерными представителями флоры вышележащих фитоценозов. С низкими встречаемостью и обилием присутствуют *Festuca altaica*, *Ptilagrostis mongholica*, *Polygonum viviparum* L. Небольшая встречаемость основной части видов обусловливает слабое флористическое сходство фитоценозов. Очевидно, рододендровые сообщества являются одной из стадий формирования растительности на щебнистых местообитаниях (карбонатных породах).

Высокогорные степи с доминированием *Festuca altaica* и *Ptilagrostis mongholica* распространены в центральной части нагорья по склонам южной экспозиции крутизной 10—20°. Общее проективное покрытие данных сообществ 60—70%, распределение видов по площади фитоценозов пятнистое. Средняя видовая насыщенность — 42 вида на площади 100 м². Господствуют высокогорные виды *Festuca altaica*, *Ptilagrostis mongholica*, *Helictotrichon hookeri*, *H. mongolicum*, *Anemonastrum narcissiflorum* (L.) Holub, встречаемость которых 80—100%, они определяют структуру и физиономичность фитоценозов. Бóльшая же часть видов флоры высокогорных степей имеет низкие показатели встречаемости и обилия, в результате чего сообщества представляют собой смесь высокогорных и луговостепных низкогорных видов, многие из которых являются кальцефилами.

На нагорье Сангилен проходит северная граница распространения высокогорной степной растительности, свойственной более континентальным районам Монголии. Это обусловливает высокую вариабельность флористического состава степных ценозов и доминирование в них наиболее мезофильных высокогорно-степных видов. Ареал сообществ с доминированием только *Festuca altaica* выходит за пределы гор юга Сибири и севера Монголии, где они зачастую занимают нестепные местообитания. Однако на нагорье Сангилен в качестве равноценных доминантов присутствуют *Helictotrichon hookeri*, *H. mongolicum*, среди сопутствующих видов также велико участие луговостепных видов, что позволило, правда с некоторой долей условности, отнести описываемые сообщества к высокогорным степям.

Овсяницевые тундры широко распространены в подпоясе кустарничковых и травянистых тундр по верхним частям пологих склонов различной экспозиции. Обязательным условием является наличие в зимний период снежного покрова мощностью 30—40 см. Доминируют в фитоценозах *Festuca sphagnicola* (*F. ovina* ssp. *sphagnicola* (B. Keller) Tzvel.) и *F. brachyphylla*, дающие до 70% от общей наземной фитомассы травостоя. Общее проективное покрытие в фитоценозах колеблется от 60 до 90%, распределение видов довольно равно-

мерное. Ярусность не выражена. Средняя видовая насыщенность — 24 вида на 100 м². Основу травостоя составляют высокогорные виды со встречаемостью выше 70% — *Carex rupestris*, *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *Oxytropis alpina*, *Braya rosea* Bunge, *Smelovskia calycina* (Steph.) C. A. Mey., что способствует высокому флористическому сходству фитоценозов. Во всех сообществах овсяницевых тундр развита синузия кустистых лишайников, занимающая до 30% поверхности почвы. Весовое соотношение надземной фитомассы высших растений и лишайников составляет 10 : 1.

Кобрезиевые тундры занимают пологие вершины и выровненные водораздельные пространства с маломощным (10—20 см) снежным покровом в зимний период, что приводит к сильному промерзанию почвы. Доминируют два вида кобрезии — *Kobresia myosuroides* и *K. simpliciuscula*, содоминантом в большинстве ценозов является *Carex rupestris*. Общее проективное покрытие кобрезиевых фитоценозов колеблется от 70 до 90%, средняя видовая насыщенность — 27 видов на 100 м². Большую встречаемость имеют такие высокогорные виды, как *C. stenocarpa*, *Oxytropis alpina*, *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Thalictrum alpinum* L., *Gentiana grandiflora* Laxm., *G. algida* Pall., *Pedicularis oederi* Vahl, *Crepis chrysantha* и др., они составляют около 40% общей наземной фитомассы травостоя; около 50% приходится на долю доминирующих видов. Во всех кобрезиевых фитоценозах хорошо выражена синузия кустистых лишайников, занимающая 40—50% поверхности почвы и формирующая наземный лишайниковый ярус.

В литературе сообщества с господством *Kobresia myosuroides* (*K. simpliciuscula* примешивается только на карбонатных породах) относят к высокогорным пустошам, высокогорным лугам и даже к степям. Однако анализ сообществ, распространенных в горах южной Сибири, показал, что как по экологическим условиям, так и по флористическому составу кобрезиевники наиболее близки к высокогорным травянистым тундрам. Отнесению кобрезиевых сообществ к луговому типу растительности препятствуют такие факторы, как слабо выраженный снеговой покров в зимний период, сильное промерзание почвы, наличие мерзлотного вспучивания, солифлюкционные процессы. Сильное промерзание почвы зимой и ее постепенное оттаивание летом благоприятствуют постоянному увлажнению почвенного профиля, т. е. вегетация растений проходит в условиях достаточного холодного увлажнения, следствием этого является преобладание во флоре сообществ гекистотермных мезофитов. Флора кобрезиевых ценозов на 94% состоит из альпийских и арктоальпийских видов, типичных представителей высокогорий. Наличие хорошо выраженной синузии кустистых лишайников из родов *Cladonia* и *Cetraria* также сближает кобрезиевники с высокогорными тундрами. Сравнение флоры кобрезиевых сообществ с флорами высокогорных лугов, степей, овсяницевых и дриадовых тундр показало, что кобрезиевники по флористическому составу занимают промежуточное положение между овсяницевыми и дриадовыми тундрами и значительно отличаются от лугов и степей. Все перечисленные выше признаки позволили отнести кобрезиевые сообщества к высокогорным тундрам.

Дриадовые тундры с господством азиатского высокогорного вида *Dryas oxyodonta* распространены преимущественно в средней и верхней частях подпояса кустарничковых и травянистых тундр по плоским вершинам и верхним частям склонов различной крутизны со сдуваемым в зимний период снегом. Почвы горно-тундровые щебнистые. Общее проективное покрытие ценозов в зависимости от степени щебнистости местообитаний колеблется от 40 до 70%. В зависимости от экспозиции склонов и нанорельефа содоминируют кустистые лишайники из родов *Cetraria*, *Cladonia*, *Alectoria*, *Dactylina*, осоки *Carex rupestris*, *C. ledebouriana*, *C. stenocarpa*, овсяницы *Festuca sphagnicola*, *F. brachyphylla*, часто в большом обилии примешивается кобрезия *Kobresia simpliciuscula*. Как правило, наиболее часто представлены лишайниково-осоково-дриадовые, осоково-лишайниково-дриадовые, осоково-дриадовые, овсяницево-дриадовые и кобрезиево-дриадовые фитоценозы, образующие на местности сложные комплексы. Средняя видовая насыщенность дриадовых фитоценозов — 17 видов, основу их слагают высокогорные криофиты *Poa altaica* Trin., *Oxytropis alpina*, *Saussurea schanginiana* (Wydl.) Fisch. ex Herd., *S. leucophylla* Schrenk, *Crepis chrysantha*,

Silene chamarensis, *Sajania monstrosa*, *Gentiana algida*, *Minuartia verna*, *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *Potentilla nivea*, имеющие встречаемость выше 80%; из монтанных видов постоянно присутствует *Polygonum viviparum*. Столь большое число видов высокой встречаемости при малой видовой насыщенности фитоценозов обусловливает высокую степень флористического сходства сообществ дриадовых тундр.

Лишайниковые тундры с доминированием синузии напочвенных кустистых лишайников небольшими участками постоянно встречаются по подветренным пологим северным склонам в подпоясе кустарничковых и травянистых тундр. Общее проективное покрытие колеблется от 70 до 90%, покрытие лишайников составляет 60—70% от общего. Из лишайников наиболее обильны *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Harm., *Cladonia macroceras* (Flk.) Ahti, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. nivalis*; на почве — накипные: *Lecanora epibryon* (Ach.) Ach., *Caloplaca jungermanniae* (Vahl) Th. Fr., *Ochrolechia upsaliensis* (L.) Massal.; из высших растений высокую встречаемость при малом обилии имеют *Festuca brachyphylla*, *Lloydia serotina*, *Thalictrum alpinum*, *Sajania monstrosa*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*. Средняя видовая насыщенность составляет 15 видов.

На выходах гранитов распространены дриадово-лишайниковые ценозы, занимающие промежуточное положение между дриадовыми и лишайниковыми тундрами. Их видовой состав значительно беднее вышеописанных за счет выпадения кальцефильных видов (*Carex rupestris*, *Kobresia simpliciuscula*, *Lloydia serotina*). Из кальцефобов же появляется только *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., отсутствующая в тундровых сообществах, развитых на карбонатах.

На сильно каменистых седловинах, имеющих слабый наклон к югу, развиты алекториевые лишайниковые тундры, отличающиеся низкими показателями проективного покрытия (30—40%) и видовой насыщенностью высшими растениями (10 видов на 100 м²). Отдельные куртины *Alectoria ochroleuca* чередуются с пятнами щебня, большинство высших растений приурочены к пятнам лишайников и имеют очень низкое обилие, но высокую встречаемость (*Salix berberifolia*, *Dryas oxyodonta*, *Saxifraga flagellaris*, *Rhodiola quadrifida*).

Дриадовые и лишайниковые тундры нагорья Сангилен обеднены во флористическом отношении по сравнению с расположенными севернее подобными сообществами Западного Саяна и Кузнецкого Алатау; очевидно, это обусловлено тем, что здесь они находятся близ южной границы своего распространения и в связи с возросшей аридностью климата выпадает часть видов, свойственных гумидным областям. Также в связи с карбонатностью большинства местообитаний выпадают кальцефобные виды, что отчасти компенсируется появлением кальцефильных видов.

Криофитные подушечники, широко представленные в высокогорьях Средней и Центральной Азии (Овчинников, 1941), в исследованном районе находятся на северном пределе своего распространения и встречаются в центральной, наиболее высокогорной части нагорья на высотах свыше 2900 м по плоским вершинам водораздельных хребтов со сдуваемым в зимний период снежным покровом. Местообитания криофитных подушечников характеризуются наиболее суровыми условиями с постоянными понижениями температуры ниже 0° и выпадением твердых осадков в вегетационный период. Распределение видов по площади фитоценозов пятнистое. Основные ценозообразователи — *Potentilla biflora* и *Sibbaldia tetrandra* — формируют сомкнутые куртины, покрывающие не более 40% поверхности почвы и вытянутые по направлению господствующих ветров. Средняя видовая насыщенность — 9 видов. Кроме доминирующих видов, высокую встречаемость имеют *Saxifraga oppositifolia*, *S. flagellaris*, *Rhodiola quadrifida*, *Oxygraphis glacialis*, *Dryas oxyodonta* — виды, максимально приспособленные к перенесению экстремальных условий. Все описанные фитоценозы криофитных подушечников очень близки по видовому составу, так как содержат группу постоянных видов, слагающих основу флоры криофитных подушечников.

Кроме описанных выше сообществ, распространение которых обусловлено общими климатическими особенностями региона, на нагорье постоянными компонентами растительного покрова являются сообщества, тесно связанные

с локальными экологическими условиями. Подобные сообщества не занимают больших площадей и, как правило, приурочены к верховьям речных долин и местам снежных забоев.

Мохово-осоково-ерниковые тундры распространены в пределах нижнего и среднего подпоясов высокогорной растительности по чашеобразным верховьям речных долин. Данные местообитания характеризуются снегонакоплением в зимний период и выходом грунтовых вод в летний период. Доминируют и содоминируют *Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *S. vestita* Pursh, *Carex atterima* Hoppe, *C. atrofusca* Schkuhr. На почве развита синузия зеленых мхов. Подобные фитоценозы имеют хорошо выраженную трехъярусную вертикальную структуру (кустарниковый, травянистый и моховой ярусы) и высокое (до 90%) проективное покрытие. Средняя видовая насыщенность — 42 вида. Характерной чертой является отсутствие видов со встречаемостью выше 50%, что обусловливает низкое флористическое сходство фитоценозов. Основу флоры (78%) составляют высокогорные виды, к которым примешиваются виды нижних поясов гор (*Equisetum pratense* L., *Poa pratensis* L., *P. sibirica*, *Allium schoenoprasum* L., *Stellaria palustris* Retz.). Часто большие пятна образует *Veratrum lobelianum*. Мохово-осоково-ерниковые тундры играют важную водоохранную роль. Так, после лесных пожаров 1978 г., захвативших и значительные участки высокогорий, многие ручьи в результате уничтожения пожаром ерниковых ценозов в последующий год пересохли.

Мохово-осоковые заболоченные луга на нагорье Сангилен встречаются по пологим склонам верхних частей речных долин и по гольцовым террасам в местах выходов грунтовых вод. Как правило, хорошо выражен солифлюкционный рельеф, представляющий собой небольшие терраски, вытянутые поперек склона, что обусловливает пятнистость растительности. В нанопонижениях доминируют мхи и ивы, на повышенных участках — осоки и разнотравье. Общее проективное покрытие — 65—80%, ярусность не выражена. Наиболее обильны *Carex atrofusca*, *C. stenocarpa*, *C. melananthiformis* Litv., *Salix turczaninowii* Laksch., *S. reticulata*, с небольшим обилием постоянно присутствуют *Swertia komarovii* Pissjauk., *Equisetum scirpoides* Michx., *Caltha palustris* L., *Cardamine pratensis*, *Allium schoenoprasum*, *Saxifraga hirculus* L., по более сухим местам — *Cetraria islandica*. Средняя видовая насыщенность фитоценозов — 31 вид на 100 м². Степень флористического сходства фитоценозов невысокая (0.2—0.3).

Послеснежниковые низкотравные альпинотипные луга распространены в нижнем и среднем подпоясах по западинам и гольцовым террасам, где происходит интенсивное снегонакопление и образуется снеговой покров мощностью 3—5 м, окончательно стаивающий к концу июня — середине июля. В результате этого бóльшую часть вегетационного периода представители лугов данного типа испытывают подток талой снеговой воды. Развитие травостоя происходит очень интенсивно, и, как правило, к концу августа большинство видов уже плодоносит. Доминирует группа высокогорных видов — *Viola altaica* Ker-Gawl., *Gentiana grandiflora*, *Callianthemum sajanense* (Regel) Witas., *Ranunculus sulphureus* C. J. Phipps, создающих по массе основу травостоя. Из менее обильных видов постоянны *Corydalis pauciflora* (Steph.) Pers., *Macropodium nivale* (Pall.) R. Br., *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey., *Trollius asiaticus*. Общее проективное покрытие колеблется от 60 до 90%, средняя видовая насыщенность — 27 видов на 100 м², величина сходства фитоценозов по видовому составу — 0.5—0.7.

Таким образом, господствующим типом растительности высокогорной части нагорья Сангилен является горно-тундровая растительность, представленная кустарниковыми, кустарничковыми, травянистыми и лишайниковыми фитоценозами. Высокогорные степи, являющиеся ландшафтной растительностью центрально-азиатских сухих высокогорий, встречаются только по хорошо прогреваемым южным склонам. В наиболее экстремальных условиях формируются криофитные подушечники — также представители более южных высокогорий. Ввиду высокой континентальности климата луговой тип растительности развит только в условиях повышенного снегонакопления и выхода грунтовых вод. Большинство высокогорных сообществ имеет довольно строгую высотную приуроченность, что позволило выделить три подпояса высокогорной растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Калинина А. В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы. — В кн.: Природные условия Тувинской автономной области. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 162—190. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 115 с. — *Малышев Л. И.* Флористические спектры Советского Союза. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 17—40. — *Носин Б. А.* Почвы Тувы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 342 с. — *Овчинников П. Н.* *Sibbaldia tetrandra* Bge. и вопрос о происхождении криофитной растительности Средней Азии. — Сов. бот., 1941, № 1—2, с. 145—152. — *Природные* условия Тувинской автономной области. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 277 с. — *Соболевская К. А.* Растительность Тувы. Новосибирск: Изд-во АН СССР (СО), 1950. 139 с.

Центральный Сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 19 X 1982.

SUMMARY

The Sangilen Plateau is situated at the junction of two natural regions of the Northern hemisphere — boreal and arid. The mountainous tundra vegetation represented by the fruticose, fruticulose, herbaceous, and lichen phytocoenoses, is dominant in the alpine zone of the Plateau. Strict alticolate coherence is characteristic for most alpine associations. Three subzones are established for the alpine vegetation. Geobotanic characteristics is supplied for the alpine phytocoenoses.

УДК 581.17.1 : 612.015.4 : 581.526.53 : (213.52) (574) (517)

О. Ф. Попова, Н. Н. Слемнев, И. А. Попова, Т. Г. Маслова

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД У РАСТЕНИЙ ПУСТЫНЬ ГОБИ И КАРАКУМЫ

O. F. POPOVA, N. N. SLEMNEV, I. A. POPOVA, T. G. MASLOVA. THE CONTENT OF PLASTID PIGMENTS IN THE PLANTS OF GOBI AND KARAKUM DESERTS

Изучено содержание хлорофилла в ассимилирующих органах 42 видов растений Северной и Заалтайской Гоби и Юго-Восточных Каракумов. У представителей флоры Каракумов определено также общее содержание каротиноидов и отдельно каротина.

Несмотря на выровненность световых условий, исследованные растения существенно различаются по содержанию хлорофилла и каротиноидов. Верхние пределы количества хлорофилла у изученных растений Каракумов и Гоби близки и соответствуют обычно наблюдаемому среднему содержанию у видов умеренной зоны.

Большая группа растений, особенно суккулентных и афилльных, относящихся к эдификаторам пустынь и занимающих ведущее место по биологической продуктивности, имеет самое низкое по сравнению с растениями других ботанико-географических зон содержание пигментов. Эта особенность пустынных видов вместе с морфолого-анатомическими приспособлениями ассимилирующих органов связана, по-видимому, с адаптацией фотосинтетического аппарата к неблагоприятным условиям пустыни.

Растения пустынь очень своеобразны и отличаются рядом особенностей морфологического, анатомического строения и физиологических функций (Василевская, 1940; Нечаева и др., 1973; Вознесенская, 1974, 1976а, б; Заленский, 1977). Это связано с экстремальными условиями их существования, и прежде всего с напряженным температурным режимом, низкой влажностью воздуха и почвы, а также с очень высокой солнечной радиацией.

Внимание ряда исследователей направлено на изучение фотосинтетической деятельности пустынных растений (Глаголева, Филиппова, 1965; Слемнев, Болд, 1974; Вознесенский, 1977). Для углубленной физиологической характеристики растений необходимо детальное изучение таких показателей ассимиляционного аппарата, как состав и содержание пигментов хлоропластов. Эти исследования дают дополнительную информацию для выяснения степени лабильности пигментного аппарата при действии экстремальных условий. Помимо этого, они вскрывают эволюционно выработанные приспособления, защищающие фотосинтетический аппарат от неблагоприятных факторов. Исследованию пластидных пигментов ассимилирующих органов пустынных видов посвящены лишь отдельные работы. Они выполнены на растениях Кызылкумов, Приаралья и высокогорной пустыни Памира (Попова, 1958; Захарьянц и др., 1971; Наабер, 1975; Шабанова, 1981).

Цель настоящей работы состояла в изучении содержания пигментов у растений аридных пустынь — Гоби в Монголии [1] и Юго-Восточных Каракумов. Эти пустыни относятся к Сахаро-Гобийской ботанико-географической области (Лавренко, 1962).

В Монголии работа осуществлялась на территории двух регионов — в Северной и Заалтайской Гоби. Характеристика природных условий этих районов дана в табл. 1.

[1] В сборе материала принимали участие сотрудники Института ботаники АН МНР Д. Болд и Ш. Цоож.

ТАБЛИЦА 1

Природные условия районов исследования в Монголии

Район	Подзона	Высота над ур. м., м	Сообщество	Проективное покрытие, %	Осадки, мм	Индекс сухости
Северная Гоби	Пустынная степь	1300	Холоднополынно-змеевково-ковыльковое с караганой	10—30	117	7.4
	Настоящая пустыня	1100	Брахантемово-реомюриевое с кустарниками	7—10		
Заалтайская Гоби	Остепненная пустыня	1750	Ковыльково-луково-баглуровое	до 25	105	9.4
	Настоящая пустыня	1320—1350	Реомюриево-нитрариевое	10—12	75	13
			Сложнокустарниковое сайровое	—		
	Крайнеаридная пустыня	780—950	Единичные поселения ильинии	1—3	20—50	20
			Сложнокустарниковое сайровое	—		

Примечание. Таблица составлена на основании следующих литературных источников: Юнатов, 1974; Гордеева, 1974; Береснева, Рачковская, 1978; Рачковская, Гунин, 1980; Федорова, 1980.

В Северной Гоби исследовали растения двух сообществ, представляющих разные типы растительности и расположенных в районе Булган-сомона Южно-Гобийского аймака. В Заалтайской Гоби объектами изучения служили доминанты и содоминанты ключевых участков меридионального профиля между горами Шинэ-Джинст и Цаган-Богдо. Профиль общей протяженностью 170 км охватывает три подзоны — остепненную, настоящую и крайнеаридную пустыни. Различие экологических условий и главным образом гидротермического режима в Северной и Заалтайской Гоби определяется их географическим положением и орографией поверхности. Сообщества Северной Гоби удалены от сообществ пустынь Заалтайской Гоби на 400—500 км к западу-юго-западу. Район исследования в Северной Гоби наиболее близок по климатическим особенностям и гипсометрическому уровню к подзоне настоящих пустынь Заалтайской Гоби, хотя здесь выпадает несколько меньше осадков, и значительно отличается от подзоны остепненных и крайнеаридных пустынь.

В целом климат пустынной зоны Монголии резко континентальный. Ему свойственны широкие амплитуды суточных и сезонных температур. Низкие зимние и высокие летние температуры воздуха варьируют от —34 до +40°, почвы — от —33 до +70°. В среднем за год рассматриваемая территория получает до 150 ккал/см^2 тепла, радиационный баланс составляет около 60 ккал/см^2. Эти показатели радиационного режима не зависят ни от гипсометрического уровня территории, ни от типа произрастающей на ней растительности (Береснева, Рачковская, 1978).

Осадки в Гоби характеризуются значительным пространственным и погодичным варьированием. Они выпадают в виде ливневых дождей и приурочены в основном к летнему периоду. Однако из-за поверхностного стока и мощного испарения степень использования осадков растениями довольно низка. Таким образом, растения пустынной зоны Монголии произрастают в условиях сильного дефицита влаги, резкой смены температур и высокой инсоляции.

В Каракумах работу выполняли на стационаре Репетек. Высота стационара над уровнем моря 186 м. Для его территории характерны заросшие грядовые и бугристые пески, а также барханные цепи.

Климат континентальный. Суммарная радиация почти вдвое превосходит таковую для умеренных зон страны, достигая, как и в Гоби, 150 ккал/см^2 за год. Вместе с тем прозрачность воздуха здесь меньше из-за частых песчаных бурь и мглы. Осадков в Каракумах выпадает около 110 мм, причем 90% их приходится на период с ноября по май. Обе рассматриваемые пустыни существенно разли-

чаются по почвам. Для Каракумов характерны пески, для Гоби — защебненные супеси и легкие суглинки. Несмотря на высокую сухость воздуха и почвы, в силу ряда причин, таких как сравнительная близость грунтовых вод, относительно низкая влагоемкость песчаных почв, водный дефицит растений Каракумов не достигает сублетальных значений.

Сравнивая условия произрастания растений в Гоби и Каракумах, следует отметить, что растения в изученных районах Гоби находятся в более суровых условиях. Это связано прежде всего с более напряженным водным режимом и повышенной инсоляцией.

Объекты и методы

В Каракумах и Гоби были исследованы пигменты пластид у 42 видов растений из разных ландшафтных формаций и относящихся к различным жизненным формам и систематическим группам. Большинство из них является эдификаторами, 39 видов — аборигенными растениями, а 3 — интродуцентами (*Ulmus pumila*, *Populus laurifolia* и *P. pruinosa*). Исследованные виды принадлежат к 15 семействам.

Для определения выбирали наиболее типичные экземпляры в естественных условиях местообитания, из них брали две параллельные пробы, состоящие из нескольких закончивших рост листьев. Сроки взятия проб в Гоби приведены в примечании к табл. 2; в Каракумах пробы брали в октябре 1979 и в апреле 1980 г. Весной растения находились в стадии бутонизации и цветения, а в октябре — осеннего отрастания.

В Гоби определения хлорофиллов (а+б) проводили непосредственно на месте, а в Каракумах вытяжки пигментов запаивали в стеклянные пробирки и хранили в холодильнике. Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли в Ленинграде. Концентрацию хлорофиллов измеряли в общей вытяжке пигментов на фотоэлектроколориметре. Для определения каротиноидов использовали щелочные пластинки, приготовленные по методу A. Hager в модификации Г. А. Корнюшенко и Д. И. Сапожникова (1969). При этом каротиноиды отделяли от хлорофиллов и элюировали до разделения на отдельные компоненты. Учитывая большое значение способа расчета, на что указывал еще В. Н. Любименко (1916), в данной работе содержание пигментов рассчитывали на единицу сырого, сухого веса и площади листьев.

В таблицах приведены средние величины из 4—8 определений. Отклонения от этих значений составляют ±5—10%.

Результаты исследования

Данные о содержании хлорофилла в ассимилирующих органах растений различных районов пустынной зоны Монголии представлены в табл. 2, эти данные расположены по убывающей величине в расчете на сырой вес для каждой обследованной подзоны. Как видно из примечания, определения проводили в разные годы примерно в одни и те же сроки; в табл. 2 приведены средние значения. Полученные результаты можно проанализировать в нескольких аспектах — в связи с принадлежностью растений к эколого-морфологическим, ботанико-географическим и систематическим группам.

Можно отметить значительные (5—10-кратные) различия в содержании хлорофилла в ассимилирующих органах изученных растений Монголии. Оно варьирует в пределах от 0.25 до 2.5 мг/г сыр. веса, от 1.5 до 7.8 мг/г сух. веса и от 1.7 до 6.2 мг/дм². Лишь для одного вида — *Zygophyllum potaninii* — зарегистрирована бóльшая величина — 9.2 мг/дм².

При распределении растений по географо-фитоценотическим типам оказалось, что из семи степных и пустынно-степных видов, представленных в табл. 2, четыре — *Stipa gobica*, *S. glareosa*, *Cleistogenes songorica*, *Achnatherum splendens* — имеют концентрацию хлорофиллов около 2.0 мг/г сыр. веса, а *Artemisia frigida* — больше 1.0 мг/г сыр. веса. Подавляющее же большинство пустынных видов, к которым относятся все представители настоящих и крайнеаридных пустынь, а также *Eurotia ceratoides* и *Anabasis brevifolia*, содержат хлорофилла меньше 1.0 мг/г сыр. веса. Иными словами, за некоторыми исключениями — видов

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла в ассимилирующих органах растений пустынной зоны Монголии

Подзона	Вид	мг/г сыр. веса	мг/г сух. веса	мг/дм²
	Северная Гоби			
Пустынная степь	*Stipa gobica* Roshev.[1]	2.1	4.2	3.9
	Cleistogenes songorica (Roshev.) Ohwi [1]	1.9	4.5	2.9
	Artemisia frigida Willd.[2]	1.3	3.2	1.7
	Eurotia ceratoides (L.) C. A. Mey.[3]	1.2	2.9	—
	Allium polyrrhizum Turcz. ex Regel [4]	0.75	4.9	2.3
	A. mongolicum Regel [5]	0.25	2.7	2.0
Булган-сомон [3]	*Populus laurifolia* Ledeb.	2.5	7.8	—
	Achnatherum splendens (Trin.) Kunth.	2.0	5.0	6.2
	Ulmus pumila L.	1.6	5.1	—
	Chenopodium acuminatum Willd.	0.99	6.5	—
Настоящая пустыня [6]	*Brachanthemum gobicum* Krasch.	1.1	4.2	3.9
	Reaumuria soongorica (Pall.) Maxim.	1.0	2.8	2.2
	Nitraria sibirica Pall.	0.46	3.4	4.2
	Zygophyllum xanthoxylon Maxim.	0.38	2.9	4.9
	Salsola passerina Bunge	0.36	2.2	2.8
	Haloxylon ammodendron (C. A. Mey.) Bunge	0.31	1.5	2.5
	Заалтайская Гоби			
Остепненная пустыня [7]	*Stipa glareosa* P. Smirn.	2.0	4.8	5.9
	Cleistogenes songorica	2.1	—	—
	Allium polyrrhizum	0.62	—	—
	A. mongolicum	0.39	5.3	2.7
	Anabasis brevifolia C. A. Mey.	0.38	1.7	4.0
Настоящая пустыня [8]	*Reaumuria soongorica*	0.93	—	—
	Sympegma regelii Bunge	0.60	3.8	—
	Nitraria sphaerocarpa Maxim.	0.52	—	—
	Zygophyllum xanthoxylon	0.48	—	—
Крайнеаридная пустыня [9]	*Nitraria sphaerocarpa*	0.93	4.1	4.6
	Reaumuria soongorica	0.92	2.3	3.1
	Iljinia regelii (Bunge) Korov.	0.72	3.2	6.0
	Zygophyllum potaninii Maxim.	0.60	6.3	9.2

Примечание. Определения проводились в следующие сроки: [1] 2 VII, 28 VII 1976, 18 VII 1979. [2] 25 VII 1975, 2 VII, 28 VII 1976, 18 VII 1979. [3] 7 VII 1976. [4] 25 VII 1975, 2 VII, 28 VII 1976. [5] 25 VII 1975, 2 VII 1976. [6] 24 VII 1975, 9 VII 1976. [7] 4 VIII, 2 IX 1979. [8] 4 IX 1979. [9] 6 VII 1979. Тире — определение не производили.

Allium mongolicum, *A. polyrrhizum*, принадлежащих к группе степных, можно отметить тенденцию уменьшения концентрации хлорофилла при расчете на сырой вес от степных растений к пустынным.

Рассматривая систематическую принадлежность изученных растений Монголии, можно отметить следующее. Из семи семейств, к которым относятся исследованные растения, выделяется самым большим содержанием хлорофилла (около 2 мг/г сыр. веса) сем. *Poaceae* (*Stipa gobica*, *S. glareosa*, *Cleistogenes songorica*, *Achnatherum splendens*). Далее следуют семейства *Ulmaceae* (*Ulmus pumila*), *Asteraceae* (*Artemisia frigida*, *Brachanthemum gobicum*), *Tamaricaceae* (*Reaumuria soongorica*). Довольно близки между собой по содержанию хлорофилла представители сем. *Zygophyllaceae* (*Nitraria sibirica*, *N. sphaerocarpa*, *Zygophyllum potaninii*, *Z. xanthoxylon*), сем. *Chenopodiaceae* (*Anabasis brevifolia*, *Chenopodium acuminatum*, *Eurotia ceratoides*, *Haloxylon ammodendron*, *Iljinia regelii*, *Salsola passerina*, *Sympegma regelii*), сем. *Liliaceae* (*Allium mongolicum*, *A. polyrrhizum*). Для этих семейств характерно в основном низкое содержание хлорофилла (от 0.31 до 1.2 мг/г сыр. веса).

Если проследить зависимость содержания хлорофилла от условий местообитания, то окажется, что одни и те же виды, произрастающие в заметно различающихся местообитаниях, имеют практически одинаковое количество хлорофилла. Наблюдаемые различия в содержании хлорофилла, например у *Nitraria*

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофилла в ассимилирующих органах растений пустыни Каракумы

Вид	мг/г сыр. веса	мг/г сух. веса	мг/дм^2
Carex physodes Bieb.	2.9	8.0	5.3
Astragalus chadjanensis Franch.	2.4	9.8	—
Alhagi camelorum Fisch. ex DC.	2.3	8.8	7.7
Ulmus pumila L.	2.2	8.1	5.4
Convolvulus korolkowii Regel et Schmalh.	2.2	8.1	3.9
Aristida karelinii (Trin. et Rupr.) Roshev.	2.1	7.2	5.0
Smirnowia turkestana Bunge	2.0	7.7	4.8
Ammodendron conollyi Bunge	1.9	6.1	4.7
Astragalus paucijugus C. A. Mey	1.8	7.1	6.6
Heliotropium arguzioides Kar. et Kir.	1.8	7.5	7.4
Populus pruinosa Schrenk	1.5	5.3	4.4
Rheum turkestanicum Janisch.	1.4	9.0	8.8
Heliotropium grande M. Pop.	1.3	6.4	5.8
Atriplex dimorphostegia Kar. et Kir.	1.3	4.6	8.1
Eminium lehmannii (Bunge) O. Kuntze	1.2	7.0	4.5
Salsola richteri (Moq.) Kar. ex Litv.	1.2	4.4	4.4
Haloxylon persicum Bunge ex Boiss. et Buhse	1.1	3.0	2.9
Calligonum caput-medusae Schrenk	0.82	3.9	4.7
Eremosparton flaccidum Litv.	0.81	3.0	3.1
Aellenia subaphylla var. *typica* Drob.	0.74	4.9	—
Ephedra strobilacea Bunge	0.69	3.0	5.6
Haloxylon aphyllum (Minkw.) Iljin	0.60	3.3	2.9

sphaerocarpa из крайнеаридной и настоящей пустынь Заалтайской Гоби, объясняются разными сроками взятия проб.

Содержание хлорофилла в ассимилирующих органах растений пустыни Каракумы в весенний период представлено в табл. 3. Следует отметить, что данные о количестве хлорофилла весной и осенью в расчете на единицу сырого веса в основном совпали. Однако при расчете на единицу сухого веса осенние величины оказались в большинстве случаев ниже весенних. Возможно, это связано с относительно бо́льшим накоплением в осенний период нефотосинтезирующих элементов в ассимилирующих органах растений.

При рассмотрении данных табл. 3 прежде всего обращает на себя внимание большой размах в содержании хлорофилла у разных растений — от 0.6 до 2.9 мг/г сыр. веса, или от 3.0 до 9.8 мг/г сух. веса, или от 2.9 до 8.8 мг/дм^2 площади листа. Изученные виды можно условно разделить на две группы — с более высоким (2.9—1.3 мг/г сыр. веса) и с меньшим содержанием хлорофилла (1.2—0.6 мг/г сыр. веса). Такое разделение сохраняется в общих чертах при всех трех способах расчета.

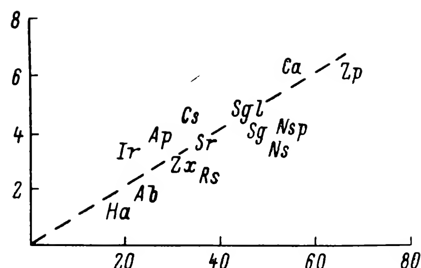
Для исследованных растений характерно и различное анатомическое строение ассимилирующих органов [2] (табл. 4). Оказалось, что наиболее высоким содержанием хлорофилла (выше 1 мг/г сыр. веса) обладают ксероморфные склерофильные растения. Отдельные встречающиеся в пустынях виды растений с мезоморфным дорсовентральным строением листьев также имеют довольно высокое содержание хлорофилла. Наименьшее количество хлорофилла в расчете как на единицу сырого, так и сухого веса (в основном меньше 1.0 мг/г сыр. веса) имеют растения с ксероморфным суккулентным типом строения ассимилирующих органов и ксероморфные афилльные растения. Большинство их, являясь основными эдификаторами пустынь, наиболее приспособлено к экстремальным условиям. Они имеют не только низкое содержание хлорофилла, но и обладают малой интенсивностью фотосинтеза (при расчете на сухой вес) (Вознесенский, 1977; Слемнев, Болд, 1980). Прослеженные закономерности характерны для растений как Гоби, так и Каракумов.

---

[2] Данные по характеристике анатомической структуры исследованных пустынных растений были получены Ю. В. Гамалеем и любезно предоставлены нам для сравнения с содержанием в них хлорофилла.

Зависимость содержания хлорофилла от парциального объема хлоренхимы в ассимилирующих органах растений Гоби (значения парциального объема предоставлены Ю. В. Гамалеем).

По оси абсцисс — парциальный объем хлоренхимы, проценты; *по оси ординат* — содержание хлорофилла, мг/г сух. веса. *Ap* — *Allium polyrrhizum*, *Ab* — *Anabasis brevifolia*, *Ca* — *Chenopodium acuminatum*, *Cs* — *Cleistogenes songorica*, *Ha* — *Haloxylon ammodendron*, *Ir* — *Iljinia regelii*, *Ns* — *Nitraria sibirica*, *Nsp* — *N. sphaeroearpa*, *Rs* — *Reaumuria soongorica*, *Sgl* — *Stipa glareosa*, *Sg* — *S. gobica*, *Sr* — *Sympegma regelii*, *Zp* — *Zygophyllum potaninii*, *Zx* — *Z. xanthoxylon*.



Иллюстрацией связи структурных особенностей ассимилирующих органов и содержанием хлорофилла является рисунок, на котором сопоставлены парциальный объем хлоренхимы и количество хлорофилла (мг/г сух. веса) для некоторых растений Гоби. У исследованных растений обнаружена прямая корреляция между парциальным объемом хлоренхимы и концентрацией хлорофилла.

Все растения из Каракумов, принадлежащие к сем. *Leguminosae* (*Astragalus chadjanensis*, *A. paucijugus*, *Alhagi camelorum*, *Ammodendron conollyi*, *Smirnowia turkestana*), имеют высокое содержание хлорофилла. Это соответствует литературным данным (Любименко, 1916; Маслова, 1959), согласно которым наибольшее содержание хлорофилла имеют виды из самых распространенных и многочисленных семейств — бобовых, злаковых, осоковых и сложноцветных. С другой стороны, все исследованные виды из сем. *Chenopodiaceae* — *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Aellenia subaphylla*, *Salsola richteri* — и единственный представитель голосеменных в Каракумах *Ephedra strobilaceae* имеют низкое содержание хлорофилла.

Колебания содержания каротиноидов менее значительны, чем хлорофилла — они примерно 2—4-кратные (табл. 5). Исследованные растения по количеству каротиноидов, так же как и хлорофилла, могут быть условно разделены на две группы. В первой группе оно составляет 0.45—0.25 мг/г сыр. веса и 1.9—0.85 мг/г сух. веса; во второй группе — 0.23—0.12 мг/г сыр. веса и 1.1—0.52 мг/г сух. веса. При расчете на единицу площади различия выражены нечетко. Растения, характеризующиеся высоким содержанием каротиноидов, отличаются и относительно повышенным количеством хлорофилла. Низкое содержание каротиноидов имеют в основном суккулентные и афилльные растения. Эти виды, наиболее приспособленные к суровым условиям пустыни, имеют такое низкое содержание каротиноидов, которое не встречается у растений других областей.

Отношение содержания хлорофилла и каротиноидов колеблется от 4 до 8 (табл. 5). Осенью у большинства видов оно несколько ниже, чем весной, за счет более высокого содержания каротиноидов.

Содержание каротина, провитамина А, у растений Каракумов составляет 0.15—0.03 мг/г сыр. веса, или 0.72—0.12 мг/г сух. веса, или 0.49—0.17 мг/дм^2. Наиболее высоким содержанием каротина в расчете на сырой вес отличаются *Astragalus chadjanensis*, *Carex physodes*. Суккулентные и афилльные растения — *Aellenia subaphylla*, *Calligonum caput-medusae*, *Haloxylon aphyllum* и *Ephedra strobilacea* — характеризуются крайне низким количеством каротина, так же как и других изученных пигментов (табл. 6).

Обсуждение результатов

Для оценки содержания хлорофилла и каротиноидов у растений пустынь Гоби и Каракумы полученные результаты были сопоставлены с содержанием пигментов у растений других термических зон (табл. 7). Это сопоставление показывает, что в пустынях встречаются растения, имеющие самое низкое содержание хлорофилла в расчете на единицу веса. Верхний предел содержания хлорофилла в ассимилирующих органах примерно одинаков для растений указанных пустынь и равен обычно наблюдаемому среднему у растений умеренной зоны — 2—3 мг/г сыр. веса (Рабинович, 1951). Вместе с тем большая группа

ТАБЛИЦА 4

Сопоставление типов анатомической структуры ассимилирующих органов с содержанием в них хлорофилла

Тип структуры	Гоби			Каракумы		
	вид	содержание хлорофилла, мг/г		вид	содержание хлорофилла, мг/г	
		сыр. веса	сух. веса		сыр. веса	сух. веса
Ксероморфный осоковый (kranz-тип)	—	—	—	*Carex physodes*	2.9	8.0
Ксероморфный злаковый (kranz-тип)	*Stipa gobica*	2.1	4.2	*Aristida karelinii*	2.1	7.2
	S. glareosa	2.0	4.8			
	Achnatherum splendens	2.0	5.0			
	Cleistogenes songorica	2.0	4.5			
	Среднее	2.0	4.7			
Ксероморфный склерофилльный (изопалисадный)	*Artemisia frigida*	1.3	3.2	*Astragalus paucijugus*	1.8	7.1
	Populus laurifolia	2.5	7.8	*A. chadjanensis*	2.4	9.8
	Ulmus pumila	1.6	5.1	*Alhagi camelorum*	2.3	8.8
				Ulmus pumila	2.2	8.1
	Среднее	1.8	5.4	*Smirnowia turkestana*	2.0	7.7
				Ammodendron conollyi	1.9	6.1
				Heliotropium arguzioides	1.8	7.5
				H. grande	1.3	6.4
				Populus pruinosa	1.5	5.3
				Среднее	1.9	7.4
Мезоморфный дорсовентральный	*Chenopodium acuminatum*	1.0	6.5	*Convolvulus korolkowii*	2.2	8.1
				Rheum turkestanicum	1.4	9.0
Ксероморфный суккулентный (изопалисадный центрический)	*Allium polyrrhizum*	0.75	3.9			
	A. mongolicum	0.25	4.0	Среднее	1.8	8.5
	Reaumuria soongorica	1.0	2.8			
	Nitraria sphaerocarpa	0.72	4.1			
	N. sibirica	0.46	3.4			
	Zygophyllum xanthoxylon	0.43	2.9	—	—	—
	Z. potaninii	0.60	6.3			
	Sympegma regelii	0.60	3.8			
	Eurotia ceratoides	1.2	2.9			
	Среднее	0.66	3.7			

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Тип структуры	Гоби: вид	Гоби: содержание хлорофилла, мг/г — сыр. веса	Гоби: содержание хлорофилла, мг/г — сух. веса	Каракумы: вид	Каракумы: содержание хлорофилла, мг/г — сыр. веса	Каракумы: содержание хлорофилла, мг/г — сух. веса
Ксероморфный суккулентный со специализированной паренхимной обкладкой (kranz-тип)	*Salsola passerina*	0.36	2.2	*Atriplex dimorphostegia*	1.3	4.6
	Anabasis brevifolia	0.38	1.7	*Salsola richteri*	1.2	4.4
	Haloxylon ammodendron	0.31	1.5	*Haloxylon persicum*	1.1	3.0
	Iljinia regelii	0.72	3.2	*H. aphyllum*	0.60	3.3
				Aellenia subaphylla	0.74	4.9
	Среднее	0.44	2.1	Среднее	7.0	4.0
Ксероморфный афилльный	—	—	—	*Calligonum caput-medusae*	0.82	3.9
				Ephedra strobilacea	0.69	3.0
				Среднее	0.70	3.4

растений, относящихся к эдификаторам пустынь и занимающих ведущее место по биологической продуктивности, содержит очень малое количество пигментов. Так, около 60% исследованных в Каракумах видов и 80% в Гоби содержат хлорофилла менее 1.5 мг/г сыр. веса. Самое низкое содержание (0.25 мг/г сыр. веса) найдено в Гоби у *Allium mongolicum*.

Низкое содержание пигментов на единицу веса можно рассматривать как адаптивный признак пустынных растений, так как в условиях очень высокой освещенности достаточно небольшого количества хлорофилла для создания единицы массы органического вещества. Кроме того, благодаря малому количеству хлорофилла уменьшается опасность разрушения клетки от фотоокисления.

По данным Мокроносова (1978), пустынные виды содержат очень низкое число молекул хлорофилла в расчете на 1 хлоропласт. Вместе с тем они имеют относительно высокое содержание хлоропластов и пигментов на единицу поверхности ассимилирующих органов. Оно близко к этому показателю у растений средних широт. При этом надо иметь в виду, что общая ассимилирующая поверхность растений пустынь очень мала, что связано с напряженным водным режимом.

Одной из экологических характеристик пигментного комплекса хлоропластов является соотношение в нем хлорофиллов и каротиноидов. Как известно, оно колеблется в широких пределах и часто связано с условиями освещения. Для растений Каракумов, произрастающих при очень высокой инсоляции, значение этого показателя такое же, как у растений средних широт (4—5). Вместе с тем для ряда растений Крыма, находящихся в более благоприятных климатических условиях, отмечено более высокое отношение хлорофилла к каротиноидам — 6—8 (Любименко, 1916). Если связать относительное содержание каротиноидов в пигментном комплексе с их функцией защиты хлорофилла и клетки от фотодинамического разрушения, то кажутся несколько неожиданными данные, полученные в Каракумах. Возможно, что большую долю защиты фотосинтетического аппарата от высокой освещенности выполняют многообразные морфологические и анатомические приспособления пустынных растений.

ТАБЛИЦА 5

Содержание каротиноидов в ассимилирующих органах растений пустыни Каракумы

Вид	мг/г сыр. веса	мг/г сух. веса	мг/дм²	Хлорофилл/каротиноиды
Astragalus chadjanensis	0.45	1.9	—	5.3
Alhagi camelorum	0.44	1.7	1.5	5.2
Ammodendron conollyi	0.40	1.3	0.99	4.7
Ulmus pumila	0.38	1.4	0.92	5.8
Carex physodes	0.37	1.0	0.69	7.5
Aristida karelinii	0.33	1.3	0.77	6.4
Smirnowia turkestana	0.32	1.2	0.79	6.3
Heliotropium arguzioides	0.32	1.5	1.4	5.7
Astragalus paucijugus	0.30	1.2	1.1	6.1
Eminium lehmannii	0.30	1.7	1.4	4.1
Convolvulus korolkowii	0.29	1.1	0.53	7.5
Heliotropium grande	0.27	1.3	1.2	4.8
Populus pruinosa	0.25	0.85	0.69	6.3
Salsola richteri	0.23	0.83	0.84	5.3
Atriplex dimorphostegia	0.22	2.1	1.3	6.1
Haloxylon persicum	0.21	0.62	0.95	5.1
Rheum turkestanicum	0.17	1.1	1.1	8.3
Calligonum caput-medusae	0.14	0.67	0.85	5.8
Eremosparton flaccidum	0.14	0.52	0.53	5.8
Aellenia subaphylla	0.13	0.88	—	5.6
Haloxylon aphyllum	0.12	0.75	0.60	5.2
Ephedra strobilacea	0.12	0.52	0.94	5.8

ТАБЛИЦА 6

Содержание каротина в ассимилирующих органах растений пустыни Каракумы

Вид	мг/г сыр. веса	мг/г сух. веса	мг/дм²
Astragalus chadjanensis	0.15	0.60	—
Carex physodes	0.14	0.39	0.27
Ammodendron conollyi	0.12	0.40	0.31
Alhagi camelorum	0.12	0.50	0.43
Ulmus pumila	0.11	0.41	0.27
Convolvulus korolkowii	0.11	0.40	0.19
Aristida karelinii	0.10	0.32	0.24
Smirnowia turkestana	0.09	0.36	0.23
Heliotropium arguzioides	0.09	0.40	0.37
Astragalus paucijugus	0.09	0.39	0.33
Eminium lehmannii	0.08	0.47	0.39
Rheum turkestanicum	0.08	0.50	0.49
Populus pruinosa	0.08	0.26	0.22
Atriplex dimorphostegia	0.07	0.72	0.44
Heliotropium grande	0.07	0.36	0.32
Haloxylon persicum	0.07	0.19	0.30
Salsola richteri	0.06	0.21	0.21
Eremosparton flaccidum	0.04	0.16	0.17
Aellenia subaphylla	0.04	0.14	—
Calligonum caput-medusae	0.04	0.18	0.22
Haloxylon aphyllum	0.03	0.20	0.17
Ephedra strobilacea	0.03	0.12	0.23

Значительно более низкий показатель отношения хлорофилла к каротиноидам (2—3), найденный у растений высокогорной пустыни Памира, скорее всего объясняется высокой долей ультрафиолетовых лучей в общем потоке солнечной радиации. Имеются данные, что при облучении растений ультрафиолетом в листьях происходит увеличение количества каротиноидов (Геворкян, 1972). В дальнейшем необходимо более глубокое изучение соотношения зеленых и желтых пигментов с учетом структурной гетерогенности каротиноидов.

ТАБЛИЦА 7

Содержание хлорофилла у растений различных зон

Место произрастания	мг/г сыр. веса		мг/дм²		Литературный источник
	минимальное	максимальное	минимальное	максимальное	
Умеренный пояс	0.96	3.8	2.2	8.7	В. Н. Любименко (1916) О. Хит (1972) А. Т. Мокроносов (1978) Ю. Л. Цельникер (1978)
Субтропики	1.0	4.8	—	—	В. Н. Любименко (1916)
Тропики	0.86	7.9	—	—	То же
Пустыни					
Памир	0.85	2.6	2.8	4.8	И. А. Попова (1958)
Каракумы	0.60	2.9	2.9	8.8	Настоящее сообщение
Гоби	0.25	2.1	1.7	9.2	То же

Подводя итоги исследованию пигментов пластид пустынных растений Гоби и Каракумов, можно отметить следующее. Несмотря на выровненность световых условий, произрастающие там растения отличаются большим разнообразием в содержании пигментов. Наличие в пустынной флоре видов, резко различающихся по содержанию пигментов, является, вероятно, отражением их наследственных свойств и условий формирования вида. Крайне низкое содержание хлорофиллов (0.25—0.60 мг/г сыр. веса) вместе с анатомическими особенностями, найденные у ксероморфных суккулентных и афилльных растений в Каракумах и Гоби, связаны, по-видимому, с защитой фотосинтетического аппарата от разрушения в условиях высокой инсоляции и температуры. Однако для понимания роли пигментного аппарата в адаптации растений к условиям повышенной освещенности в пустынях недостаточно изучения только общего содержания пигментов, так как, по современным представлениям, хлорофилл в хлоропласте разнофункционален и организован в фотосинтетические единицы. Представляется перспективным в будущем связать этот показатель с исследованием структурной организации пигментного комплекса фотосинтетического аппарата, в частности с величиной и количеством фотосинтетических единиц.

ЛИТЕРАТУРА

Береснева И. А., Рачковская Е. И. К вопросу о факторах зональности в южной части МНР. — Пробл. осв. пустынь, 1978, № 1, с. 19—29. — *Василевская В. К.* Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. — Учен. зап. ЛГУ, 1940, т. 62, № 14, с. 47—158. — *Вознесенская Е. В.* Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1176—1184. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. I. — Бот. журн., 1976а, т. 61, № 3, с. 342—351. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. II. — Бот. журн., 1976б, т. 61, № 11, с. 1546—1557. — *Вознесенский В. Л.* Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 256 с. — *Геворкян А. Г.* Взаимопревращения ксантофиллов в листьях высокогорных растений в зависимости от светового и температурного факторов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1972. 27 с. — *Глаголева Т. А., Филиппова Л. А.* Особенности фотосинтеза растений в условиях Памира. — В кн.: Проблемы ботаники. Л.: Наука, 1965, с. 120—132. — *Гордеева Т. К.* Основные черты растительности пустынно-степного стационара Булган-сомон. — В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.: Наука, 1974, с. 6—10. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимиряз. чтение. Л.: Наука, 1977. 56 с. — *Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С.* и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкумов. Ташкент: Фан, 1971. 263 с. — *Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И.* Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. — В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: ВИР, 1969, с. 181—192. — *Лавренко Е. М.* Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 167 с. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. — Зап. имп. АН, 1916, т. 33, № 12, с. 274. — *Маслова Т. Г.* Извлекаемость хлорофилла петролейным эфиром из листьев растений разных систематических групп. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 3, с. 389—393. — *Мокроносов А. Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Уральск. гос. ун-т, 1978, с. 5—31. — *Наа-*

бер Л. Х. О пигментах растений жарких местообитаний. — В кн.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 3—14. — *Нечаева Н. Т.*, *Василевская В. К.*, *Антонова К. Г.* Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 240 с. — *Попова И. А.* О пигментах листьев памирских растений. — Бот. журн., 1958, т. 43. № 11, с. 1550—1561. — *Рабинович Е.* Фотосинтез, т. 1. М.: Изд-во иностр. лит., 1951. 648 с. — *Рачковская Е. И.*, *Гунин П. Д.* Комплексные и стационарные исследования в Заалтайской Гоби. — Пробл. осв. пустынь, 1980, № 2, с. 5—12. — *Слемнев Н. Н.*, *Болд Д.* О фотосинтезе растений пустыни Гоби в Монголии. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1129—1141. — *Слемнев Н. Н.*, *Болд Д.* О некоторых показателях фотосинтеза растений Заалтайской Гоби. — Пробл. осв. пустынь, 1980, № 5, с. 52—62. — *Федорова И. Т.* Растительность восточной части Заалтайской Гоби. — Пробл. осв. пустынь, 1980, № 2, с. 46—57. — *Хит О.* Фотосинтез. М.: Мир, 1972. 315 с. — *Цельникер Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 211 с. — *Шабанова Л. В.* Особенности пустынных растений Северного Приаралья: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Ташкент, 1981. 25 с. — *Юнатов А. А.* Пустынные степи Северной Гоби Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1974. 132 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 VIII 1982

S U M M A R Y

Chlorophyll content has been studied in the assimilating organs of 42 plant species from the North and Zaaltaisk Gobi and South-eastern Karakums. The total carotenoid content and carotene content have been determined in the representatives of the Karakum flora. Despite the balancing of light conditions, the plants studied differ markedly in chlorophyll and carotenoid content. Upper limits of chlorophyll amount are quite similar for the studied species of the Karakums and Gobi and are in accordance with the usual average content in the species of the moderate zone. A large group of plants, especially succulent and aphyllous species, which belong to desert edificators and head the list of the plants with high biological productivity, has, however, the lowest pigment content as compared to that of the species of other botanical-geographical zones. This unique feature of desert species alongside with the morphologo-anatomical adaptive mechanisms of assimilating organs is apparently connected with the adaptation of photosynthetic apparatus to unfavourable desert conditions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 005 : 582.738

Г. П. Яковлев

О ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЯХ ПОРЯДКА, СЕМЕЙСТВ И ПОДСЕМЕЙСТВ БОБОВЫХ

G. P. YAKOVLEV. ON LATIN NAMES FOR THE ORDER, FAMILIES AND SUBFAMILIES OF THE *LEGUMINOSAE*

При употреблении латинских названий для обозначения порядка, семейств и подсемейств бобовых авторы сталкиваются с определенными затруднениями, связанными с необходимостью выбора одного названия из ряда альтернативных. Ниже предлагается краткое разъяснение этого вопроса, основанное на толковании правил «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (далее МКБН).

Напомню, что в большинстве новейших систем выделяется особый порядок бобовых. Для него предложено два названия: *Fabales* Nakai (1943) и *Leguminales* Jones (1955). Несмотря на различия в датах обнародования, оба названия равноценны из-за того, что принцип приоритета не является обязательным в отношении названий таксонов рангом выше семейства (статья 11.4 МКБН).

Существуют, как известно, два основных мнения о ранге и объеме таксонов бобовых ниже порядка. Часть авторов рассматривают все бобовые как одно семейство, подразделяя его на три подсемейства; другие принимают деление порядка на три самостоятельных семейства, по объему равные упомянутым подсемействам.

В первом случае, т. е. тогда, когда автор считает целесообразным рассматривать бобовые как одно семейство, для его обозначения могут быть использованы два альтернативных названия: *Leguminosae* Juss. и *Fabaceae* Lindl. Для пояснения позиции автора весьма желательно, но разумеется необязательно при использовании второго альтернативного названия добавлять указание sensu lato (s. l.), ибо название *Fabaceae* может быть, согласно МКБН, использовано и в ином, более узком смысле. Название *Papilionaceae* Giseke при обозначении семейства бобовых, понимаемого в широком смысле, альтернативным не является и в этом случае использовано быть не может (ст. 18.5; 51.2 МКБН).

Для подсемейств необходимо использовать следующие названия: для мимозовых — *Mimosoideae* Kunth, для цезальпиниевых — *Caesalpinioideae* Kunth, для мотыльковых — *Faboideae* или *Papilionoideae* DC. (Isely, Polhill, 1980). Название *Lotoideae* (Lierst.) Rehd., иногда употребляемое для обозначения последнего подсемейства, является незаконным, поскольку основано на типе, отличном от типа семейства (ст. 19.3 МКБН).

Во втором варианте системы бобовых авторы, как сказано, выделяют в пределах порядка три самостоятельных семейства, равных по объему упоминавшимся семействам. Употребление здесь названий *Mimosaceae* R. Br. и *Caesalpiniaceae* R. Br. не вызывает трудностей. Сложнее обстоит дело с названием третьего семейства — мотыльковых, или бобовых в узком смысле. МКБН предусматривает при таком понимании объема семейства два альтернативных названия: *Fabaceae* Lindl. (лучше добавлять s. s., т. е. sensu stricto. — *Г. Я.*) и *Papilionaceae* Giseke. Название *Leguminosae* в этом случае использовано быть не может в силу статьи 18.5 МКБН, которая гласит: «Если *Papilionaceae* (*Fabaceae*; тип *Faba* Mill.) рассматривается как особое семейство, отличное от осталь-

ных *Leguminosae*, то название *Papilionaceae* считается консервируемым вместо *Leguminosae*».

Таким образом, перечень возможных названий для бобовых должен быть следующим.

I вариант

Порядок *Leguminales* Jones (альтернативное название *Fabales* Nakai)
Сем. *Leguminosae* Juss. (альтернативное название *Fabaceae* Lindl. (s. l.))
Подсемейства *Mimosoideae* Kunth.
Caesalpinioideae Kunth.
Papilionoideae DC. (альтернативное название *Faboideae*).

II вариант

Порядок *Leguminales* (=*Fabales*)
Семейства *Mimosaceae* R. Br.
Caesalpiniaceae R. Br.
Papilionaceae Giseke (альтернативное название *Fabaceae* Lindl. (s. s.)).

ЛИТЕРАТУРА

Isely D., *Polhill R.* Leguminosae subfamily *Papilionoideae*. — Taxon, 1980, vol. 29, N 1, p. 105—119.

Ленинградский химико-фармацевтический институт. Получено 12 V 1983.

УДК 005 : 582.542.1 Бот.журн., т. 69, № 3

Е. Б. Алексеев

О НОВЫХ ТАКСОНАХ И ТИПИФИКАЦИИ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ РОДА *FESTUCA* (*POACEAE*) ИЗ ЮЖНОЙ АМЕРИКИ

E. B. ALEXEEV. ON THE NEW TAXA AND TYPIFICATION OF SOME TAXA OF THE GENUS *FESTUCA* (*POACEAE*) FROM SOUTH AMERICA

Выделены новый подрод и секция рода *Festuca*. Для трех южно-американских видов предложены новые номенклатурные комбинации, для двух — новые названия. Выбраны лектотипы восьми южно-американских таксонов рода.

Южно-американские злаки рода *Festuca* L. хорошо изучены в таксономическом отношении. В разное время были опубликованы как обработки этого рода во «Флорах» разных стран и регионов Южной Америки, так и тщательно выполненные монографии, специально посвященные овсяницам (Saint-Yves, 1927; Parodi, 1953; Türpe, 1969). Несмотря на это, ревизия материала из гербариев Берлина (B), Стокгольма (S), Кью (K), Вашингтона (US) и Ленинграда (LE) (всего свыше 1000 гербарных экземпляров) позволила нам выявить во флоре Южной Америки ряд новых таксонов, приводимых ниже. При этом возникла необходимость выбора лектотипов для некоторых видов и внутривидовых таксонов, особенно для тех, объем и границы которых разные авторы понимали по-разному.

Subgen. Mallopetalon (Doell) E. Alexeev comb. nov. — *Festuca* II. *Mallopetalon* Doell, 1878, in Martius, Fl. Brasil. 2, 3 : 115.

Typus: *F. ampliflora* Doell=*F. fimbriata* Nees.

Единственный вид этого подрода с некоторыми американскими видами подрода *Drymanthele* V. Krecz. et Bobr. сходен безостыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *б*), волосистой завязью и зерновкой (рис. 1, *в*), плоскими ребристыми пластинками листьев (рис. 1, *а*) габитуально, но отличается от них, как

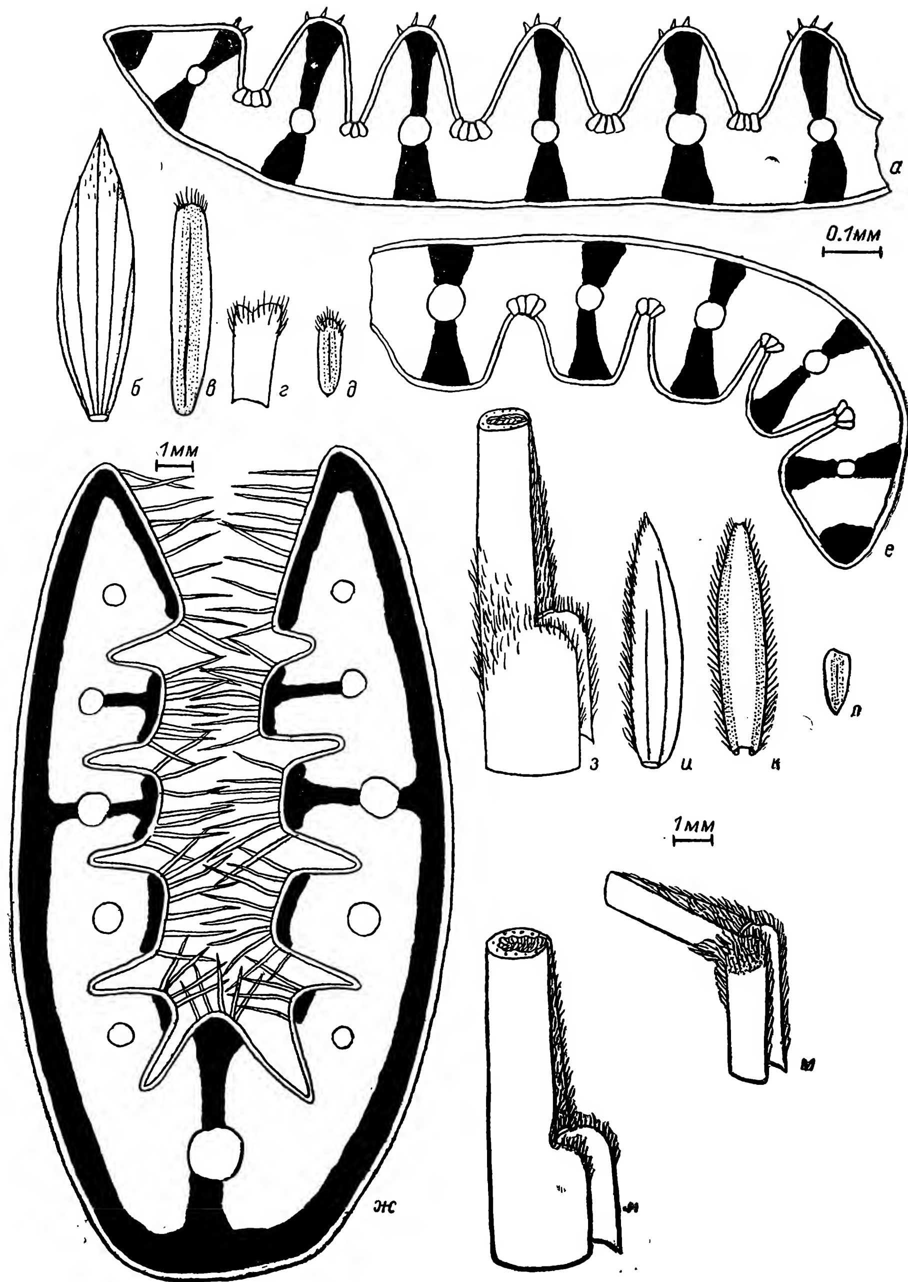


Рис. 1. *Festuca fimbriata* (*а—г*), *F. purpurascens* (*д*, *е*), *F. orthophylla* (*ж—л*), *F. eriostoma* (*м*), *F. meyenii* (*н*).

а, *е*, *ж* — схемы пластинок листьев на поперечных срезах; *б*, *и* — нижние цветковые чешуи (*б* — со спинки, *и* — сбоку); *в* — зерновка; *г* — лодикула; *д*, *л* — завязи; *з*, *м*, *н* — влагалищно-пластиночные сочленения; *к* — верхняя цветковая чешуя.

и от других видов рода *Festuca*, волосистыми лодикулами (рис. 1, *г*). Этот признак сближает *F. fimbriata* с австралийским родом *Austrofestuca* (Tzvel.) E. Alexeev, однако другие признаки этого вида, в частности голый каллус нижней цветковой чешуи (рис. 1, *б*) и глубокожелобчатые зерновки с линейным семенным рубчиком (рис. 1, *в*), характерны для большинства видов рода *Festuca* и не свойственны *Austrofestuca littoralis* (Labill.) E. Alexeev.

F. fimbriata Nees, 1829, in Martius, Fl. Brasil. 2, 1: 472.

Typus: Brasilia, Sellow (B!, isotypi — K! LE!). — *F. ampliflora* Doell, 1878, l. c.: 116. «Habitat in prov. Minarum, Widgren e. gr. ad Caldas (Regnell III,

n° 1409)». L e c t o t y p u s: Herb. Brasil. Regnelli III, n° 1409, prov. Minas Geraes, Caldas, II 1876, Widgren (selectus hoc loco: S, cum isolectotypo!).

Цитированные типовые экземпляры *F. fimbriata* и *F. ampliflora* не различаются чем-либо существенным. Оставшийся после лектотипификации *F. ampliflora* синтип имеет ту же этикетку, что и лектотип, но собран 10 I 1874 (S!).

Subgen. *Drymanthele* V. Krecz. et Bobr. 1934.

Sect. Banksia E. Alexeev sect. nov. — Plantae breviter rhizomatosae. Innovationes ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Laminae foliorum supra costatae. Lemmata apice integra, breviter aristata vel inermia. Ovarium apice dense hispidulum.

T y p u s: *F. purpurascens* Banks et Soland. ex Hook. fil.

Типовой вид описанной секции сходен с видами центрально-американских секций подрода *Drymanthele* тем, что у них отсутствуют катафиллы и внevлагалищным возобновлением побегов, широкими, голыми или почти голыми пластинками листьев и волосистой завязью (рис. 1, *д*). В отличие от этих видов пластинки листьев у *F. purpurascens* имеют ясно выраженные ребра на верхней стороне (рис. 1, *е*), что является признаком более высокой специализации. Сходен с *F. purpurascens* и принадлежит к этой же секции описанный с Гавайских островов вид *F. hawaiiensis* Hitchc.

F. purpurascens Banks et Soland. ex Hook. fil. 1847, Fl. Antarct.: 383. «Hab. Strait of Magalhaens; Port Famine, Capt. King; Fuegia; Good Succes Bay, Banks et Solander, C. Darvin». L e c t o t y p u s: Fuegia, 1769, Banks et Solander (selectus hoc loco: K!, isolectotypi — S, 2 p.!).

Subgen. *Festuca*

В целях отражения сходства и родства видов этого подрода мы объединяем некоторые из них в виды-агрегаты. Не исключено, что подрод *Festuca* в Южной Америке следует делить на несколько секций, однако мы пока не располагаем достаточным для этого материалом.

F. aggr. orthophylla Pilg. (*F. orthophylla*, *F. eriostoma*, *F. meyenii*).

F. orthophylla Pilg. 1898, Bot. Jahrb. 25 : 717. T y p u s: Flora Peruana, Vincocaya Alrededores de Arequipa, 1 II 1877, n° 87, A. Stübel (B!). — *F. orthophylla* var. *glabrescens* Pilg. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 507. «Peru: ad vicum Pucara in via ferrea inter oppida Puno et Cuzco, in pratis apertis frequentissima, 3700 m s. m., II 1902, n° 408, Weberbauer; ad viam ferream inter oppida Arequipa et Puno in pampa de arrienos, cactaceis, graminibus in ixta, 3700—3800 m s. m., V 1905, n° 4842, Weberbauer». L e c t o t y p u s: Peru, Pucara, Bahnstation in der Richtung Puno-Cuzco, 3700 m, 24—25 II 1902, n° 408, A. Weberbauer (selectus hoc loco: B!, isolectotypus — S!).

Типовые образцы *F. orthophylla* var. *glabrescens* ничем существенным не отличаются от типа *F. orthophylla*.

F. eriostoma Hack. 1903, Oesterr. Bot. Zeitschr. 103 : 32. «Argentina, Sierra Famatina ad Cueva de Perez et inter la mina Jareta et la altura del Espirito Santo, Hieronymus, Niederlein, n° n° 392, 781». L e c t o t y p u s: Argentina, prov. de la Baraja, entre la Mina Jareta y la altura del Espirito Santo, Sierra Famatina, 25 I 1879, n° 781, G. Hieronymus, G. Niederlein (selectus hoc loco:? W, isolectotypi — K! B! S!).

F. meyenii (St.-Yves) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. orthophylla* var. *meyenii* St.-Yves, 1927, Candollea, 3 : 198. «Perou: ad pedem M. ignivomi Arequipa, Meyen IV 1831». L e c t o t y p u s: l. c., 13 000' (selectus hoc loco: B!).

Мы просматривали также другие образцы этого вида: l. c., 12—13 000' (syntypus, B!); l. c., 14 000' (syntypus, B!); Peru, dep. Arequipa, Chivay, 4000—4100 m, n° 6892, A. Weberbauer (S!); Iter Regnellianum quartum, n° 11 637, Fl. peruviana, dep. Junin, prov. Yauli, Pachachaca, 4000 m, 12 VI 1940, E. Asplund (S!).

F. orthophylla, *F. eriostoma* и *F. meyenii* являются несомненно очень близкими видами. Они сходны густоволосистыми язычками (рис. 1, *з*, *м*, *н*), широкоперепончатыми, коротковолосистыми по краям нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *и*), волосистыми по килям верхними цветковыми чешуями (рис. 1, *к*), широкоперепончатыми колосковыми чешуями, голой завязью (рис. 1, *л*) и мно-

гими другими признаками; они не различаются по анатомическому строению пластинок листьев (рис. 1, *ж*). Различия между видами F. aggr. orthophylla показаны в приводимом ниже ключе.

1. Листья во влагалищно-пластиночных сочленениях волосистые, с ясно выраженным каллозным утолщением; пластинки их обычно отогнуты в сторону по отношению к влагалищам (рис. 1, *м*). Метелки 3—8 см дл., веточки их и оси колосков голые . . . . *F. eriostoma*.
— Листья во влагалищно-пластиночных сочленениях волосистые или голые, без каллозного утолщения; пластинки их расположены на одной прямой с влагалищами или лишь незначительно отогнуты в сторону (рис. 1, *з*, *н*). Веточки метелки и оси колосков волосистые или голые. Метелки 7—30 см дл. . . . . 2.
2. Влагалищно-пластиночные сочленения волосистые (рис. 1, *з*). Метелки 7—16 см дл., веточки их и оси колосков волосистые . . . . *F. orthophylla*.
— Влагалищно-пластиночные сочленения голые или почти голые (рис. 1, *н*). Метелки 15—30 см дл., рыхлые, раскидистые, веточки их и оси колосков голые или почти голые . . . . *F. meyenii*.

F. werdermannii St.-Yves, 1927, l. c.: 301. «Chili: prov. de Coquimbo: Banos del Toro, ca. 3600 m, leg. Werdermann XII 1923, Pl. Chil. n° 209; s. loc., ded. Philippi». L e c t o t y p u s: Pl. Chilenses, n° 209, l. c. (selectus hoc loco: G, isolectotypi — B! S!).

Этот вид сходен с некоторыми другими высокогорными чилийскими овсяницами (особенно с *F. deserticola* Phil.) беловатыми перепончатыми влагалищами, широкоперепончатыми колосковыми и нижними цветковыми чешуями, волосистой завязью (рис. 2, *в*) и другими признаками, но отличается листьями с 5 (а не 9—11) проводящими пучками и с 3 (а не 7—9) ребрами (рис. 2, *а*, *б*).

F. aggr. setifolia Steud. ex Griseb. (*F. setifolia*, *F. lilloi*, *F. tucumanica*). К этой группе принадлежат три вида, сходные габитуально, длинными язычками (рис. 2, *д*, *к*, *п*), общим планом анатомического строения пластинок листьев (рис. 2, *г*, *и*) и густоволосистой завязью (рис. 2, *з*).

F. tucumanica E. Alexeev nom. et stat. nov. — *F. lilloi* var. *breviaristata* Türpe, 1969, Darviniana, 15, 1—2 : 231, non *F. breviaristata* Pilg. 1898. — *F. setifolia* var. *genuina* St.-Yves, 1927, l. c.: 215, quoad specim. n° 3509—14 906.

Тип *F. lilloi* var. *breviaristata* (Tucuman, dep. Tafi, Cuesta de Anfama, 2600 m, 12 II 1903, n° 3992, M. Lillo) мы не видели, однако в исследованном материале оказались изопаратип этого таксона (Prov. Tucuman, dep. Tafi, La Cienaga, 2650 м, 27 I 1950, n° 120, H. Sleumer — B!) и несколько других совершенно сходных с ним экземпляров: Tucuman, Tafi, Cumbre de Malamala, 31 V 1904, n° 3509, M. Lillo Herb. Argentinum, T. Stuckert, n° 14906 (S!); Tucuman, region montanosa entre San Javier, Cumbres Calchaquies y Amaicha, valle Calchaqui, Penas Azules, 3400 m, 27 I 1933, n° 10945, L. R. Parodi (S, 2 p.!). Все они вполне заслуживают выделения в качестве вида, отличающегося рядом существенных и стойких признаков от близких к нему *F. setifolia* Steud. ex Griseb. и *F. lilloi* Hack. Не менее существенны показанные в ключе для определения видов F. aggr. setifolia различия между двумя последними видами.

1. Язычки (1) 1.5—3 мм дл. (рис. 2, *к*, *п*). Пластинки листьев сизоватые; склеренхимные тяжи в них соединяются с проводящими пучками (рис. 2, *и*). Метелки 7—15 см дл., с коротковолосистыми веточками. Колоски 7.5—14 мм дл., оси их коротковолосистые. Нижние цветковые чешуи 5.5—8 мм дл., остистые или безостые (рис. 2, *л*, *н*). Верхние цветковые чешуи по килям в верхней трети с шипиками или по всей длине с короткими волосками (рис. 2, *м*, *о*). Пыльники 2.5—4 мм дл. . . . . 2.
— Язычки до 1.5 мм дл. (рис. 2, *д*). Пластинки листьев зеленые; склеренхимные тяжи в них не соединяются с проводящими пучками (рис. 2, *г*). Метелки 4—6 см дл., веточки их почти голые. Колоски 6.5—8 мм дл., оси их голые. Нижние цветковые чешуи 5.2—6 мм дл., с остями 1—2.5 мм дл.

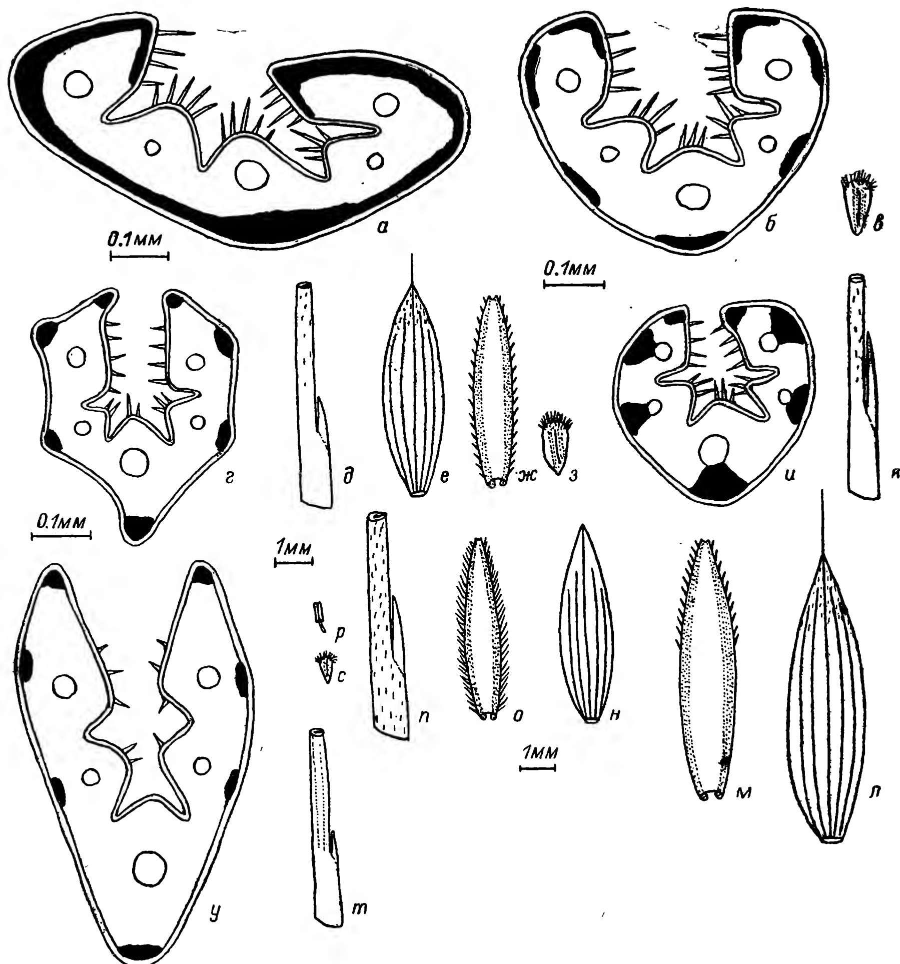


Рис. 2. *Festuca werdermannii* (*а—в*), *F. setifolia* (*г—з*), *F. lilloi* (*и—м*), *F. tucumanica* (*н—п*), *F. simpliciuscula* (*р—у*).

а, б, г, и, у — схемы пластинок листьев на поперечных срезах; *в, з, с* — завязи; *д, к, п, т* — влагалищно-пластиночные сочленения; *е, л, н* — нижние цветковые чешуи; *ж, м, о* — верхние цветковые чешуи; *р* — тычинка.

(рис. 2, *е*). Верхние цветковые чешуи по килям почти по всей длине с шипиками (рис. 2, *ж*). Пыльники 2.2—3 мм дл. . . . . *F. setifolia*.
2. Колоски 10—12.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи в верхней трети с шипиками, обычно лишь по краю узкоперепончатые, 7—8 мм дл., с остями 1—2 мм дл. (рис. 2, *л*). Верхние цветковые чешуи по килям в верхней трети с шипиками (рис. 2, *м*). Пыльники 3—4 мм дл. . . . . *F. lilloi*.
— Колоски 7.5—9.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи голые, в верхней трети почти целиком перепончатые, 5.5-6.7 мм дл., безостые (рис. 2, *н*). Верхние цветковые чешуи по килям по всей длине коротковолосистые (рис. 2, *о*). Пыльники 2.5—3 мм дл. . . . . *F. tucumanica*.

Таким образом, мы не согласны с объединением *F. setifolia* Steud. ex Griseb. (1874, Abh. Ges. Wiss. Götting. 19 : 203) с *F. lilloi* Hack. (1914, Annu. Cons. Jard. Geneve, 17 : 300), сделанным A. Türpe (1969). Неясно также, почему автор принимает при объединении второе, позднее обнародованное название. Название *F. setifolia* обнародовано в цитированной работе по всем правилам с приведением диагноза и двух образцов из Перу и Аргентины. Последний (Catamarca, in convalle Granadillas) мы не видели, однако лектотипом *F. setifolia*, следуя A. Saint-Yves (1927), необходимо считать экземпляр из Перу — «In summis Cordiller. jugis pr. Lagapata, VI 1856, W. Lechler pl. peruvianae,

n° 1826» (G, isolectotypi — B! K! S!), так как именно к нему относится рис. 42 для *F. setifolia* var. *genuina* в указанной монографии (Saint-Yves, 1927, p. 215). В этой же работе экземпляры *F. lilloi* рассматриваются как другой таксон — *F. setifolia* var. *lilloi* (Hack.) St.-Yves.

F. simpliciuscula (Hack.) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. rubra* var. *simpliciuscula* Hack. 1907, Ark. Bot. (Stockholm), 7, 2 : 10. Typus: Patagonia, Santa Cruz, Lago San Martin, Rio Fosiles, in uliginosis montagnis ca. 800 m s. m., 1 IV 1905, n° 5925, P. Dusen (S!, isotypus — K!).

Очень своеобразный вид, сходный с *F. gracillima* Hook. fil. широкоперепончатыми колосковыми и нижними цветковыми чешуями, волосистой завязью (рис. 2, *c*) и анатомическим строением пластинок листьев (рис. 2, *у*), но отличающийся вневлагалищным возобновлением побегов, наличием ползучих подземных побегов, почти доверху замкнутыми влагалищами, относительно более длинными (1—2 мм дл.) язычками (рис. 2, *т*) и мелкими (0.6—0.9 мм дл.) пыльниками (рис. 2, *р*). Возможно, происходит от гибридизации *F. gracillima* с мелкопыльниковым видом *F. magellanica* Lam. и не связан сколько-нибудь близким родством с таксонами *F. rubra* L. s. l.

F. aggr. pallescens (St.-Yves) Parodi (*F. pallescens*, *F. magniflora*).

F. pallescens (St.-Yves) Parodi, 1953, Rev. Argent. Agron. 20, 4 : 206, p. max. p. — *F. gracillima* var. *monticola* subvar. *pallescens* St.-Yves, 1927, l. c.: 296. — *F. gracillima* var. *ramosa* St.-Yves, 1927, l. c.: 177. «Patagonie, Pescadores, pres Santa Cruz, Dusen Pl. magell. n° 5443; Santa Cruz au lac Puyrredon et au Rio Fenix, Exp. Suec., leg. Skottsberg». Lectotypus: Patagonia, Santa Cruz, emposium in graminosis, 25 XII 1904, n° 5443, P. Dusen (selectus hoc loco: B, isolectotypi—S, 2 p.!).

Мы не видели типового экземпляра *F. pallescens* (Argentina, Santa Cruz, Rio Coyle, estancia Las Vegas, 3 XII 1916, n° 173, L. Dauber), однако дубликаты двух исследованных нами образцов этого вида цитированы в монографии Parodi (1953): Argentina, Rio Negro, region montanosa cercana al Lago Nahuel Huapi, Cerro Lopez, 1400 m, 30 I 1934, n° 11 538, L. R. Parodi (S!); Chile, Rio Verde, XII 1926, n° 59, J. R. Guinazu (B!). Анатомическим строением пластинок листьев (рис. 3, *а*), завязью с немногими волосками (рис. 3, *г*) и другими признаками с этими экземплярами совершенно сходны синтипы *F. gracillima* var. *ramosa*, один из которых выбран нами лектотипом этого таксона.

F. magniflora E. Alexeev nom. et stat. nov. — *F. pallescens* var. *grandiflora* Parodi, 1953, l. c.: 211, non *F. grandiflora* Steud. 1855.

Этот вид сходен с *F. pallescens* анатомическим строением пластинок листьев (рис. 3, *д*) и другими признаками, но отличается более густыми, многоколосковыми метелками, гораздо более крупными колосками (до 19—22.5, а не 9—15 мм дл.), нижними цветковыми чешуями (10—12, а не 6.5—8 мм дл.) (рис. 3, *б*, *з*) и пыльниками (4.5—5, а не 3—3.5 мм дл.) (рис. 3, *в*, *е*), совершенно голой завязью (рис. 3, *ж*). Столь значительные различия в размерах колосков, чешуй и пыльников между многими видами овсяницы вполне стойки, поэтому мы предпочитаем считать рассматриваемый таксон не разновидностью, а самостоятельным видом. Тип его мы не видели, однако экземпляр «Chile, Punta Arenas, 5 I 1959, Herb. O. Magens n° 3708» (B!) по всем признакам соответствует оригинальному диагнозу.

F. hieronymi Hack. 1903, l. c.: 33. «Argentina, Sierra Achala ad Quebrado del Chorro al Este de los Gigantes; Sierra Chica de Cordoba ad Colanchanga, Hieronymus, n°n° 9, 41». Lectotypus: Quebrada del Chorro al pie de los Gigantes, Sierra Achala, Argentina, 4 XII 1878, n° 9, G. Hieronymus (selectus hoc loco: ? W, isolectotypi — B! K!).

Для этого вида характерны внутривлагалищное возобновление побегов, короткие язычки, узкие, шероховатые снаружи пластинки листьев с многочисленными ребрами и соединяющимися с проводящими пучками тяжами склеренхимы (рис. 3, *и*), раскидистые многоколосковые метелки, безостые нижние цветковые чешуи (рис. 3, *к*) и голая завязь (рис. 3, *л*). В Аргентине произрастает несколько близких к *F. hieronymi*, но вполне обособленных видов (Türpe, 1969).

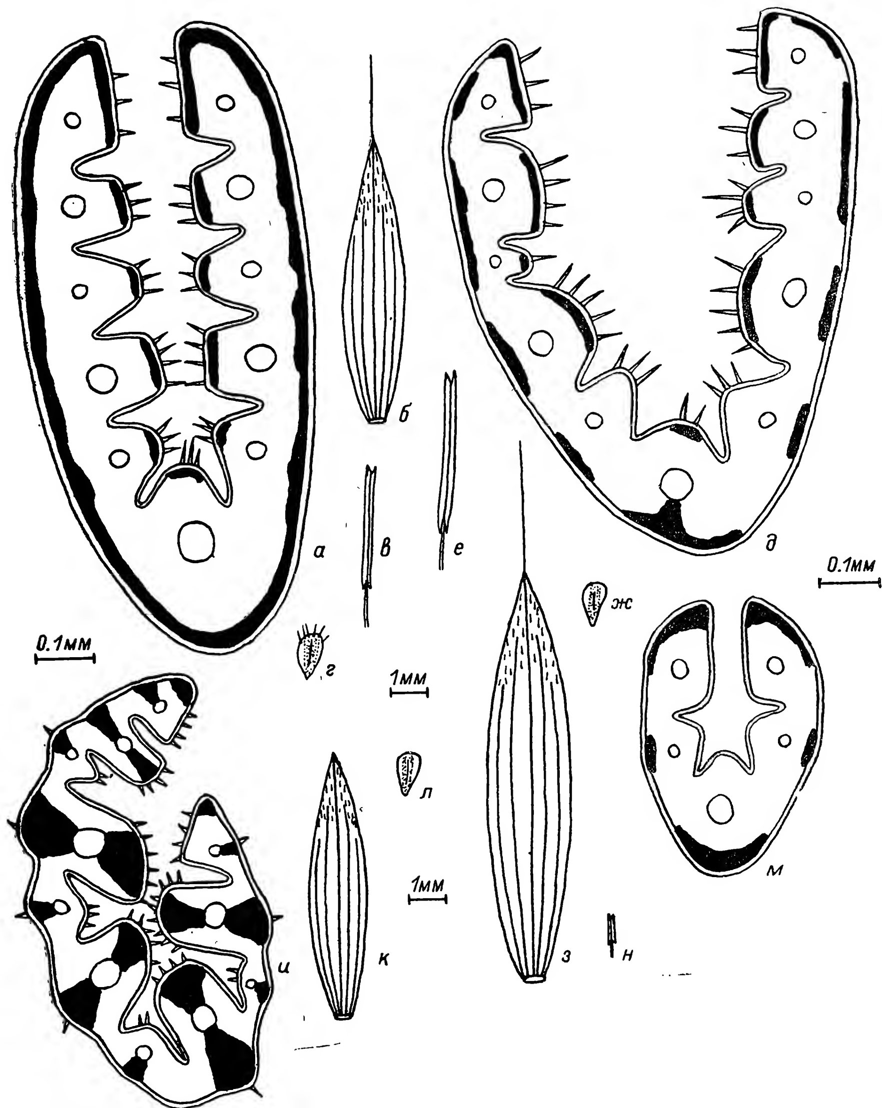


Рис. 3. *Festuca pallescens* (*а—г*), *F. magniflora* (*д—з*), *F. hieronymi* (*и—л*), *F. hystricola* (*м*, *н*). *а*, *д*, *и*, *м* — схемы пластинок листьев на поперечных срезах; *б*, *з*, *к* — нижние цветковые чешуи; *в*, *е*, *н* — тычинки; *г*, *ж*, *л* — завязи.

F. aggr. magellanica Lam. (*F. magellanica*, *F. hystricola*)

F. hystricola (Hack.) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. ovina* ssp. *hystricola* Hack. 1907, l. c.: 10. Typus: Patagonia australis, Puerto San Julian, in campo arido, 19 XII 1905, n° 8389, P. Dusen (S!).

Этот вид сходен с *F. magellanica* Lam. габитуально, анатомическим строением пластинок листьев (рис. 3, *м*), мелкими (0.8—1 мм дл.) пыльниками (рис. 3, *н*) и рядом других признаков, но отличается почти доверху замкнутыми влагалищами, короткими нижними цветковыми чешуями (4.5—5, а не 5—6 мм дл.) и голыми (а не волосистыми), неветвящимися веточками метелки. Все эти отличия кажутся вполне стойкими, несмотря на изменчивость у *F. magellanica* других характерных для *F. hystricola* признаков (голые влагалища, пластинки листьев с сизым налетом, внутри почти без трихом, нижние цветковые чешуи без волосков). У *F. magellanica* различающиеся по указанным признакам экземпляры связаны серией переходных форм. Эти обстоятельства позволяют нам признать в пределах F. aggr. magellanica только два вида — *F. magellanica* и *F. hystricola*, а другие описанные ранее таксоны этой группы (например,

F. pyrogea Speg. и *F. ovina* ssp. *hystricola* var. *pubispicula* St.-Yves с волосистыми нижними цветковыми чешуями) считать синонимами *F. magellanica*. *F. hystricola* является, вероятно, эндемичным для песков юго-восточного побережья Патагонии видом, а *F. magellanica* широко распространен от юго-западного побережья Чили до Фолклендских островов.

ЛИТЕРАТУРА

Parodi L. R. Las especies de *Festuca* de la Patagonia. — Rev. Argent. Agron., 1953, t. 20, N 4, p. 177—229. — *Saint-Yves A.* Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Amérique du Sud. — Candollea, 1927, t. III, p. 151—315. — *Türpe A. M.* Las especies argentinas de *Festuca* (excluidas las patagonicas). — Darviniana, 1969, t. 15, N 1—2, p. 189—283.

Ботанический сад МГУ,
Москва.

Получено 10 I 1983.

УДК 582.738 Бот. журн., т. 69, № 3

Г. П. Яковлев, О. А. Связева

О ВИДАХ РОДА *CARAGANA* (*FABACEAE*)

G. P. YAKOVLEV, O. A. SVJAZEVA. ON THE SPECIES OF THE GENUS *CARAGANA* (*FABACEAE*)

Рассмотрены некоторые вопросы систематики и географического распространения нескольких центрально-азиатских видов рода *Caragana*. Это *C. microphylla* (включая *C. cinerea* и *C. buriatica*), *C. bungei* и *C. korshinskii* (включая *C. davazamcii*). Первый из них, согласно Ч. Санчиру (1980), должен быть отнесен к ser. *Microphyllae*, два других — к ser. *Oblongae*. Мы, однако, полагаем, что все они замещающие виды, достаточно близкие, и должны быть отнесены к какому-либо одному надвидовому таксону. В пользу подобного мнения свидетельствуют не только значительная морфологическая близость, но и особенности распространения трех упомянутых выше видов.

Caragana microphylla Lam.

Название вида *Caragana microphylla* было обнародовано не в 1783 г., как принято считать, а в 1785 г. (Stafleu, 1967). Основной вопрос, возникающий при анализе этого вида, связан с его внутривидовой систематикой. Еще В. Л. Комаров (1908 : 348) в своей известной монографии по роду *Caragana* указал на существование ряда разновидностей,[1] которые, как он полагал, «нередки, непостоянны и указывают лишь на приспособление растений к большей или меньшей ксерофилизации». Мнение Комарова представляется справедливым, но еще в 1936 г. T. Nakai возвел var. *cinerea* Kom. в ранг вида *C. cinerea* (Kom.) Nakai, что было принято позднейшим монографом рода Санчиром (1979, 1980), но не признается современными китайскими и японскими ботаниками (Kuang, Fu, 1978; Kitagawa, 1979). Морфологически этот «вид» отличается от *C. microphylla* незначительно. В недавно вышедшем «Определителе сосудистых растений Монголии» (Грубов, 1982) сам Санчир различает их следующим образом:

5. Листочки мелкие, голые (если волосистые, то быстро оголяющиеся), с выемчатой или усеченной верхушкой . . . . *C. microphylla*
\+ Листочки более крупные, удлиненные, густошелковисто-волосистые, с туповатой или островатой верхушкой . . . . *C. cinerea*

Сомнительность подобных различий очевидна для любого систематика-киамолога даже в тех случаях, когда указанные особенности строго выдержи-

---

[1] В тексте используется термин «форма», однако подразумевается таксономический ранг разновидности.

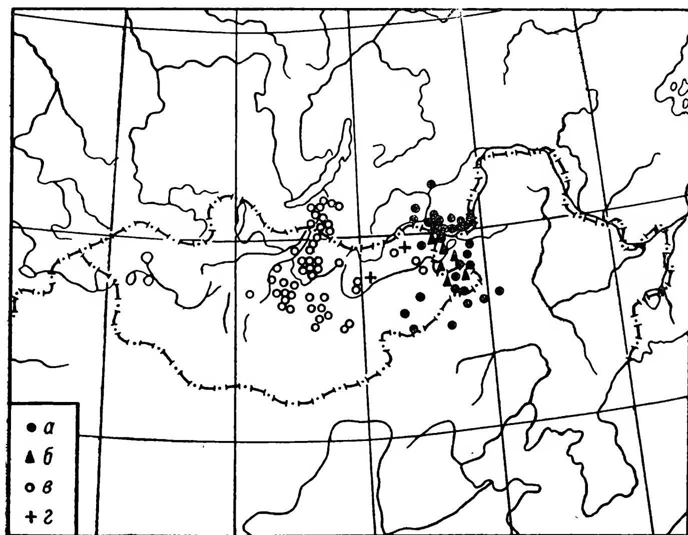


Рис. 1. Ареал *Caragana microphylla*.

а — *C. microphylla* ssp. *microphylla* var. *microphylla*, *б* — *C. microphylla* ssp. *microphylla* var. *cinerea*, *в* — *C. microphylla* ssp. *buriatica*, *г* — переходные формы между *C. microphylla* ssp. *micr[illegible]a* и *C. microphylla* ssp. *buriatica*.

ваются. Между тем при исследовании массового материала обнаруживаются разнообразные переходы между крайними формами и довольно широкая зона, где обитает как классическая *C. microphylla*, так и *C. cinerea*.

Очевидно, мы сталкиваемся с существованием двух нечетко географически и морфологически изолированных рас, и поэтому первоначальный взгляд Комарова на систематический ранг таксонов предпочтительнее.

Недавно Г. А. Пешкова (1979 : 234) выделила из *C. microphylla* особый вид *C. buriatica* Peschk. Согласно ее мнению, *C. buriatica* отличается от *C. microphylla* «малопарными (листочками в числе (4) 5—7, а не 6—10 пар) листьями и трубчатыми чашечками, длина их почти вдвое превышает ширину (а не широко-колокольчатыми с длиной, почти равной ширине)». Анализ материала из всех точек ареала *C. microphylla* подтвердил существование еще одной расы, которая и обозначена Пешковой как *C. buriatica*. Эта раса обитает в Бурятии, на большей части территории Монголии, замещаясь на крайнем северо-востоке, востоке и юго-востоке ареала двумя другими выше упомянутыми расами (рис. 1). Переходные формы хотя и не часты, но в зоне контакта рас достаточно обычны.

Сторонники монотипической концепции вида вправе рассматривать две расы (*C. buriatica* и *C. microphylla*) в качестве самостоятельных видов, но с точки зрения концепции политипического вида налицо классический случай существования двух подвидов. Именно такая точка зрения принята нами в настоящей работе.

С учетом происхождения типового образца (см. ниже) система вида и названия должны быть следующими.

Caragana microphylla Lam. 1785, Encycl. Meth. Bot. 1 : 615; DC. 1825, Prodr. 2 : 268; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 1 : 568; Turcz. 1843, Fl. Baic.—Dahur. 1 : 285; Franch. 1884, Pl. David. 1 : 83; Forbes a. Hemsley, 1887, Index Fl. Sin. 1 : 163, p. p.; Палибин, 1895, Тр. Петерб. бот. сада, 14, 1 : 114; он же, 1904, Тр. Троицко-Савско-Кяхт. отд. Приам. отдела Росс. геогр. общ. 7, 3 : 47; Комаров, 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29 : 344; Danguy, 1913, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 19 : 609; Kitag. 1939, Lin. Fl. Mansh. : 282; idem, 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 398; Пояркова, 1945, Фл. СССР, 11 : 367; anon. 1955, Ill. Treatm. Princip. Pl. China. Legum. : 355; Груб. 1955, Консп. фл. МНР : 181; Пешкова, 1972, Степн. фл. байкальск. Сибири : 69; anon. 1972, Icon. Cormophyt. Sin. 2 : 412; Санчир, 1979, Иссл. фл. растит. МНР, 1 : 276; он же, 1980, Тр. Инст. бот. АН МНР, 4 : 110; Kuang et H. C. Fu, 1978, Fl. Chinae Intramongolicae, 3 :

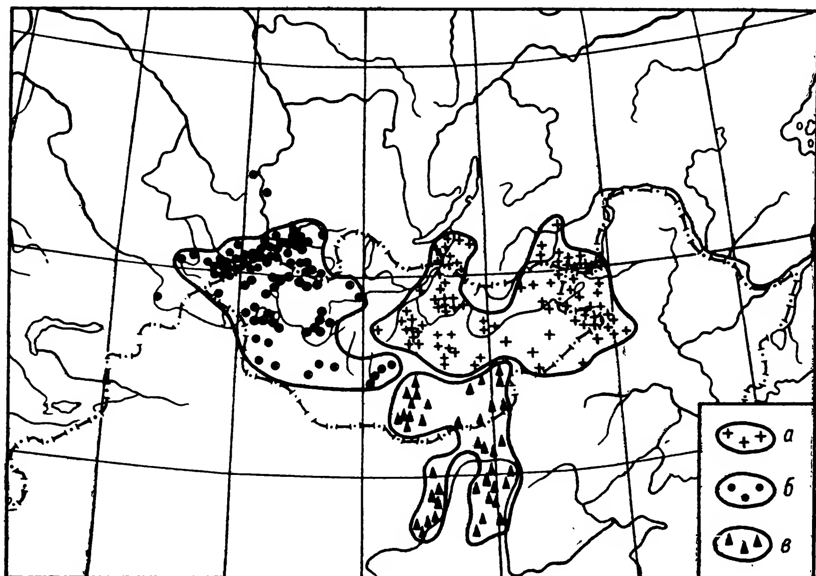


Рис. 2. Ареалы *Caragana microphylla* (*а*), *C. bungei* (*б*), *C. korshinskii* (*в*).

179. — *Robinia microphylla* (Lam.) Pall. 1800, Sp. *Astrag.*: 116. — *Aspalathus microphyllus* (Lam.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 1 : 161. — *Caragana cinerea* (Kom.) Nakai, 1936, Report First Sci. Exped. Manch. 4, 4 : 27, 89; Санчир, 1979, цит. соч.: 276; он же, 1980, цит. соч.: 110. — *C. buriatica* Peschkova, 1979, Новости сист. высш. раст. 15 : 234; Пешкова, 1979, Фл. центр. Сибири, 2 : 592. — *Robinia altagana* Pall. 1784, Fl. Ross. 1 : 68, tab. 42, p. p., nom. illeg.; Паллас, 1784, Опис. и изображ. российск. произраст.: 178, p. p.; L'Her. 1791, Stirp. Nov.: 159. — *Caragana altagana* (Pall.) Poir. 1811, Encycl. Meth. Bot., Suppl. 2: 89, p. p. comb. illeg.; DC. 1825, Prodr. 2 : 268, p. p.

Тип: описан из Даурии, хранится в Париже.

Распространение. СССР (Забайкалье), МНР, КНР (рис. 2).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ТАКСОНОВ

1. Длина чашечки примерно равна ширине или слегка ее превышает; листочки в числе (6) 8—10 пар . . . . .2 (ssp. *microphylla*).
+ Длина чашечки в 1.7—2 раза превышает ширину; листочки в числе (5) 6—8 пар . . . . ssp. *buriatica*.
2. Листочки слабоопушенные, иногда сверху голые, чашечка негусто опушенная . . . . var. *microphylla*.
+ Листочки густо серебристо опушенные, так же как и чашечка . . . . var. *cinerea*.

1. *C. microphylla* ssp. *microphylla*.

Тип: см. выше.

a. var. *microphylla* — *C. microphylla* var. *pallasiana* Kom. 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29 : 348, p. p. — *C. microphylla* var. *daurica* Kom. 1908, l. c.: 348.

Тип: см. выше.

Распространение. СССР (Читинская обл.), МНР (сев.-вост. часть), КНР (западная часть провинции Хэйлунцзян).

b. *C. microphylla* var. *cinerea* Kom. 1908, l. c.: 348. — *C. cinerea* (Kom.) Nakai, 1936, Report First Sci. Exped. Manch. 4, 4: 27, 89.

Лектотип: Кулун-буир-норская равнина, холмы Хара-тологой, на скалах, 7 VI 1899, Потанин и Солдатов (голотип — LE).

Распространение. СССР (возможно нахождение на крайнем юго-востоке Читинской обл.), МНР (крайние восточные, отчасти крайние северо-

восточные районы страны), КНР (западные районы провинций Хэйлунцзян и Гирин, юго-восточная часть авт. района Внутренняя Монголия)

2. **C. microphylla ssp. buriatica (Peschkova) Yakovl. comb. et stat. nov.** — *C. buriatica* Peschkova, 1979, l. c.: 234. — *C. microphylla* var. *pallasiana* Kom. 1908, l. c.: 348, p. p. — *C. microphylla* var. *viridis* Kom. 1908, l. c.: 348.

Тип: между Байкалом и Кяхтой, 1841, n° 36, Калау (LE).

Распространение. СССР (Бурятская АССР), МНР (северные и центральные районы страны).

Caragana bungei Ledeb.

Этот вид близок к ранее описанному и отличается от него прежде всего особенностями бобов. У первого они линейно-цилиндрические, а у *C. bungei* несколько вздутые, эллиптические, длина их в 1.5—2 раза превышает ширину.

Распространение *C. bungei* показано на рис. 2, *б*.

Принято различать две разновидности: var. *bungei* (=var. *viridis* Korsh.) и var. *sericea* Korsh., разные по опушенности листочков и особенностям жилкования. Эти разновидности гомологичны слабоопушенной и густоопушенной разновидностям *C. microphylla*.

Caragana korshinskii Kom.

Распространение вида показано на рис. 2, *в*. Вид явственно близок *C. microphylla* и *C. bungei*, но отличается от них особенностями бобов. Боб *C. korshinskii* продолговато-эллиптической или ланцетной формы с длиной, в 4—5 раз превышающей ширину. По этим особенностям *C. korshinskii* занимает промежуточное положение между *C. microphylla* и *C. bungei*.

В пределах вида различаются несколько слабо отграниченных морфологических рас. Самая северная из них var. *davazamcii* (Sancz.) Yakovl. распространена исключительно на территории южной Монголии (Восточная Гоби, Гобийский Алтай). Эта раса характеризуется относительно невысоким ростом растений (в среднем до 1 м, редко выше), блестящей, почти золотистой корой старых побегов; густо, почти мохнато опушенными листочками, которые по форме чаще эллиптические или обратнояйцевидные.

Указание Санчира (1974) о том, что *C. korshinskii* и *C. davazamcii* отличаются размерами бобов, при проверке на массовом материале не подтвердилось.

Другая раса (собственно var. *korshinskii*), к которой в качестве не очень «типичного» экземпляра следует отнести голотип *C. korshinskii*, обитает главным образом в восточной части пустыни Алашань, предгорьях хр. Иньшань и на самом севере Ордоса (КНР). Особенностями этой расы могут считаться сравнительно крупные кусты (обычно более 1 и до 3 м высотой); узкоэллиптические, но нередко и эллиптические листочки, которые, как правило, прижато серебристо опушенные; и сероватая или серовато-белая кора, становящаяся блестящей или даже золотисто-блестящей лишь у части старых экземпляров. У представителей этой расы часты пробковые продольные тяжи, редкие у var. *davazamcii*. К var. *korshinskii* безоговорочно должен быть отнесен недавно описанный китайскими ботаниками вид *Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu. Авторы вида полагают, что между *C. intermedia* и *C. korshinskii* существуют различия в опушении завязи, высоте растений, цвете коры и форме листочков. Изучение типа *C. korshinskii* и довольно большого материала по близким к нему формам показало, что все эти особенности варьируют в зависимости от местообитания. Что же касается завязи, то у *C. korshinskii* (по голотипу, а не согласно протологу!) она подобно завязи *C. intermedia* рассеянно-опушенная или даже голая. В общем же степень ее опушения в пределах вида варьирует от густоопушенной (например, у изотипа var. *davazamcii*) до голой.

Третья раса обитает в Ордосе, исключая его крайний север, где замещается предыдущей в прилегающем к Ордосу углу северо-западного Китая и на юго-востоке Восточной Гоби (все — территория КНР). Эти растения (var. *ordosica* Yakovl.) довольно высокие (1.2—2 м, возможно выше), с эллиптическими или обратнояйцевидными листочками, сравнительно негусто опушенными с обеих сторон или иногда только снизу. Кора, как правило, сероватая или серовато-

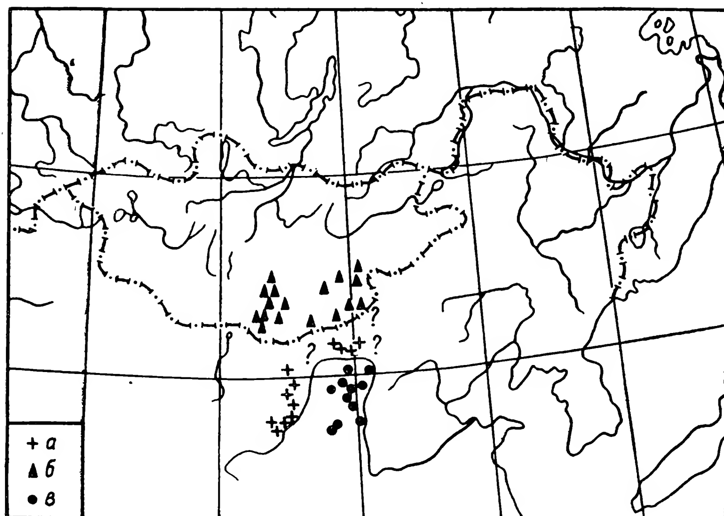


Рис. 3. Ареал *Caragana korshinskii.*

а — var. *korshinskii*, *б* — var. *davazamcii*, *в* — var. *ordosica.*

желтая. Цветок в среднем на 2—3 мм короче, чем цветок представителей двух других рас. У южных популяций var. *ordosica* крылья явственно выемчатые на верхушке. Плод относительно более длинный.

Несмотря на указанные различия между расами, они объединены переходными формами, хорошо заметными при просмотре массового материала, и образуют один вид. Его система предлагается ниже.

C. korshinskii Kom. 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29 : 351; Груб. 1955, Консп. фл. МНР: 181; anon. 1955, Ill. Treatm. Princip. Pl. China. Legum.: 355; anon. 1972, Icon. Cormophyt. Sin. 2 : 412; Санчир, 1979, Иссл. фл. растит. МНР, 1 : 276; он же, 1980, Тр. Инст. бот. АН МНР, 4 : 110. — *C. davazamcii* Sancz. 1974, Бот. журн. 59, 2 : 233; Санчир, 1979, цит. соч.: 276; он же, 1980, цит. соч.: 110. — *C. intermedia* Kuang et H. C. Fu, 1978, Fl. Chinae Intramongolicae, 3 : 287. — *C. microphylla* var. *tomentosa* Kom. 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29 : 248; idem, 1947, Opera Selecta, 2 : 306.

Лектотип «In valle fl. Hoangho in arenosis et montibus frequens passim gregaria, Ordos septentr. occid. et in arenosis Kusupczi», 6/18 (нов. стиль) V 1872, Пржевальский. Выше приведен текст этикетки образца, избранного В. И. Грубовым в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) в качестве лектотипа. Однако точное место сбора этого образца, судя по публикации В. Л. Комарова (1920), скорее всего следующее: «стоянка у южной подошвы горы Хоир-богдо».

Распространение. МНР (южные и юго-восточные районы), КНР (провинция Шэньси, Нинся-Хуэйский авт. район и авт. район Внутренняя Монголия) (рис. 2, 3).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ТАКСОНОВ

1. Стволики старых побегов золотистые; растение невысокое, около 1 м выс.; листочки густо (почти мохнато) опушенные с обеих сторон . . . . var. *davazamcii* (Sancz.) Yakovl.

\+ Стволики старых побегов сероватые, серовато-желтые, редко золотистые; растение от 1 до 3 м выс.; листочки прижато опушенные или даже сверху голые . . . . 2.

2. Листочки с обеих сторон равномерно густо прижато опушенные, в сухом состоянии серебристо-серые . . . . var. *korshinskii.*

\+ Листочки негусто прижато опушенные, иногда сверху голые, нередко крылья на верхушке выемчатые . . . . var. *ordosica* Yakovl.

a. var. *korshinskii*. — *C. intermedia* Kuang et H. C. Fu, 1978, l. c.: 278. — *C. microphylla* var. *tomentosa* Kom. 1908, l. c.: 348.

Тип: см. выше.

Распространение. КНР (авт. район Внутренняя Монголия и Нинся-Хуэйский авт. район) (рис. 3).

b. **var. davazamcii (Sancz.) Yakovl. comb. et stat. nov.** — *C. davazamcii* Sancz. 1974, l. c.: 233.

Тип: МНР, в 7—8 км к северо-востоку от центра Булган-сомона, равнина, легкий уклон к юго-западу, 28 V 1956, Даважамц и Якшина (изотип — LE).

Распространение. МНР (южные и юго-восточные районы) (рис. 3).

c. **var. ordosica Yakovl., var. nov.** — A varietatibus ceteris foliolis haud dense appresse pubescentibus interdum glabrescentibus et folioribus pro medio 2—3 mm minus differt.

Typus: Respublica Popularis Sinica, Ordos, ad 60 km occidentem ab oppido Uschin, 2 VIII 1957, Petrov (LE).

От двух других разновидностей отличается листочками негусто прижато опушенными, иногда сверху голыми, цветками в среднем на 2—3 мм мельче.

Тип: КНР, Ордос, в 60 км к западу от г. Ушин, 2 VIII 1957, Петров.

Распространение. КНР (авт. район Внутренняя Монголия; провинция Шэньси) (рис. 3).

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 443 с. — *Комаров В. Л.* Монография рода *Caragana*. — Тр. Петерб. бот. сада, 1908, т. 29, вып. 2, с. 178—388. — *Комаров В. Л.* Ботанические маршруты важнейших русских экспедиций в Центральную Азию. — Тр. Главн. бот. сада, 1920, т. 34, вып. 1, с. 1—192. — *Пешкова Г. А.* Заметки по флоре Средней Сибири, 3. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 15, с. 230—240. — *Санчир Ч.* Новые виды *Caragana* из Центральной и Восточной Азии. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 2, с. 232—233. — *Санчир Ч.* Род *Caragana* Lam. (систематика, география, филогения и хозяйственное значение). — В кн.: Исследование флоры и растительности Монгольской Народной Республики, т. 1. Улан-Батор: Изд-во АН МНР, 1979, с. 233—388 (на монг. яз.). — *Санчир Ч.* Обзор видов рода *Caragana* Lam. — Тр. Ин-та бот. АН МНР, 1980, вып. 4, с. 106—123. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: J. Cramer, 1979. 715 p. — *Kuang K., Fu H. C.* Flora Chinae Intramongolicae, v. 3. Хух-Хото: Народн. изд-во Внутренней Монголии, 1978. — *Stafleu F.* Taxonomic literature. — Regnum vegetabile, 1967, vol. 52, p. 1—556.

Ленинградский химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 XII 1982.

УДК 581.84 : 633.51

Бот. журн., т. 69, № 3

А. С. Дариев, А. Тажибаев

К СИСТЕМАТИКЕ ВИДОВ ПОДСЕКЦИИ *ANOMALA* РОДА *GOSSYPIUM* (*MALVACEAE*)

A. S. DARIYEV, A. TAZHIBAYEV. A CONTRIBUTION TO THE SYSTEMATICS OF THE SPECIES OF THE SUBSECTION *ANOMALA* OF THE GENUS *GOSSYPIUM* (*MALVACEAE*)

Изучены морфологические и анатомические признаки вегетативных и генеративных органов в онтогенезе растений видов подсекции *Anomala* рода *Gossypium*. На основании строения различных органов, жизненной формы, географического распространения авторы доказывают целесообразность исключения *Gossypium thurberi* из подсекции *Anomala* и включения его в подсекцию *Houzingenia* и выделения *G. triphyllum* в самостоятельную подсекцию *Triphylla*, а *G. areysianum* — в подсекцию *Erecta*. *G. anomalum* и *G. barbosanum*, образующие подсекцию *Anomala*, сходны между собой по многим признакам строения вегетативных и генеративных органов, что дает основание рассматривать первый вид как основной, а второй — как его подвид.

A. Todaro впервые выделил в 1877 г. подсекцию *Anomala* Tod. и включил в нее *Gossypium anomalum* Wawra et Peyr. и *G. thurberi* Tod. на основе лишь на-

Рис. 1. Географическое распространение *Gossypium anomalum* (*1*), *G. barbosanum* (*2*), *G. triphyllum* (*3*), *G. areysianum* (*4*).

личия одноклеточных волосков на ложных перегородках их коробочек. Однако он не придавал значения другим важным морфологическим особенностям и географическому распространению этих двух видов. Между тем *G. anomalum* произрастает в северной Африке (на территории, простирающейся от северо-запада до северо-востока) и в Анголе (рис. 1), в то время как *G. thurberi* обитает только на юге Северной Америки.

J. Hutchinson (Hutchinson e. a., 1947) включил в данную подсекцию 3 африканских вида: *G. anomalum*, *G. triphyllum* (Harv.) Hochr. и *G. areysianum* (Defl.) Hutch. Он, как и Todaro, не учел морфологического различия вегетативных и генеративных органов этих видов, к тому же в естественных условиях он изучил лишь *G. anomalum*, а другие виды исследованы по гербарным образцам, результатом чего и явилось механическое объединение этих видов в подсекцию *Anomala*. J. Beasley (1942) считал *G. anomalum* и *G. triphyllum* близкими и

Анатомо-морфологическая характеристика некоторых видов рода *Gossypium*

Признак	*G. anomalum*	*G. barbosanum*	*G. triphyllum*	*G. areysianum*
Жизненная форма	Гнущийся кустарник до 2 м высоты		Кустарничек до 70 см высоты	Мощный кустарник до 3 м высоты
Листья				
число лопастей	3—5	3—5 (7)	3	3
глубина рассечения	$^{10}/_{12}$	$^{11}/_{12}$	До основания	До $^{1}/_{4}$
Число волосков на 1 мм² эпидермы				
верхней	10	7	70	3
нижней	18	16	90	5
Число клеток эпидермы на 1 мм²				
верхней	1250	1350	1150	800
нижней	1500	1600	1300	900
Число устьиц на 1 мм²				
верхней	250	280	270	100—110
нижней	330	450	300	130—140
Прицветники	Мелкие, 3 (1)-зубчатые, два боковых зубчика не всегда развиты	Мелкие, 3 (4)-зубчатые, боковые зубчики хорошо развиты	Очень мелкие, цельнокрайные (очень редко с одним зубчиком)	Мелкие, с 4-редуцированными зубчиками, ланцетовидные
Коробочка	3—4-гнездная, неширокo раскрывающаяся, голая	3—4-гнездная, широко раскрывающаяся, голая	3-гнездная, широко раскрывающаяся, опушенная	3-гнездная, широко раскрывающаяся, голая
Размер семян, мм (дл.×шир.)	6—7×4—5	6—7×4—5	4—5×3	5—6×3—4
Длина волосков, мм	7—10	7—10	7—10	7—10
Окраска волосков	Бежевая	Светло-коричневая	Коричневая	Серо-бурая
Толщина спермодермы, мкм	310	290	200	190
Число слоев паренхимы наружного интегумента	3	3	2—3	2—3

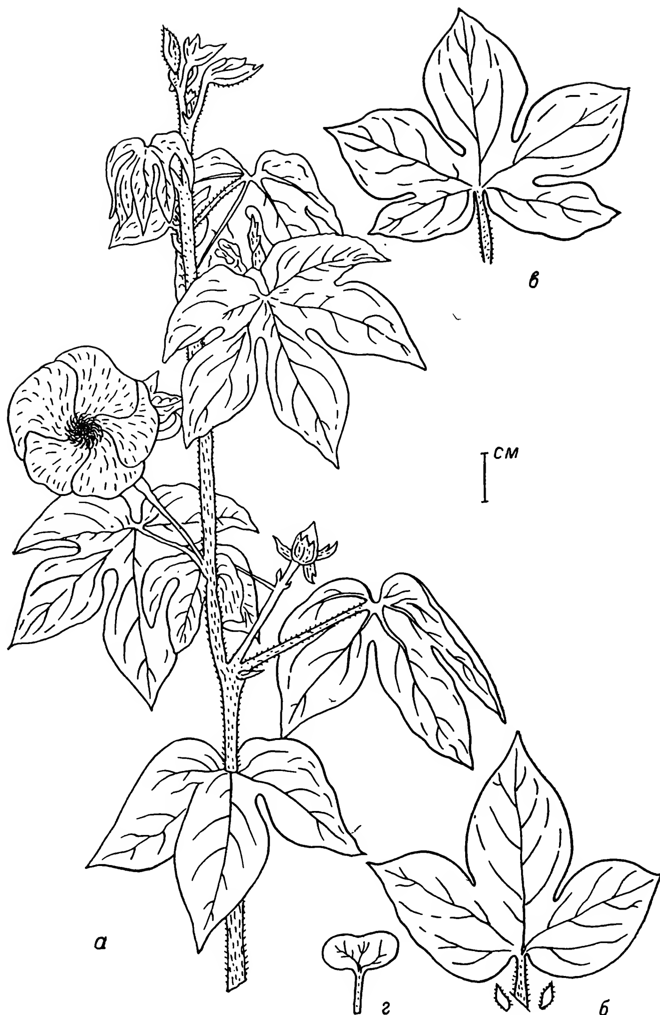


Рис. 2. *Gossypium anomalum.*

Здесь и на рис. 3—5: *а* — побег, *б* — лист среднего и *в* — верхнего ярусов, *г* — семядоля.

относил их к геному B (B_1 — *G. anomalum* и B_2 — *G. triphyllum*). H. Douwes (1951) подтвердил родство этих видов цитогенетически. Вместе с тем, как отмечает J. Saunders (1961), между ними имеется четкий генетический барьер. Например, поколение F_2 характеризуется довольно сильным расщеплением — появлением большого числа стерильных форм, а также бесхлорофильных растений. В F_2, по данным автора, из 100 семян прорастают 60—64, а выживают 28.

Ф. М. Мауер (1954) в своей системе, являющейся наиболее полной и хорошо разработанной, в подсекцию *Anomala* включает 3 вида: *G. anomalum*, *G. triphyllum* и *G. capitis-viridis* Mauer. Первые два вида сильно различаются морфологически, последний вид Мауер описал на основе гербарного образца с островов Зеленого Мыса.

L. Phillips и D. Clement (1963) описали новый вид рода *Gossypium* с островов Зеленого Мыса — *G. barbosanum* Phill. et Clem., который по многим морфологическим признакам похож на *G. anomalum*.

P. Fryxell (1969) в своей системе рода *Gossypium* L. исключает из подсекции *Anomala* вид *G. triphyllum*, действительно резко отличающийся по многим морфологическим признакам от *G. anomalum* и *G. barbosanum*, и выделяет его в самостоятельную подсекцию *Triphylla* Fryx.

Мы изучали морфологические и анатомические признаки вегетативных и генеративных органов у *G. anomalum*, *G. barbosanum*, *G. areysianum* и *G. triphyl-*



Рис. 3. *Gossypium barbosanum.*

lum, выращиваемых в условиях Ташкента, с целью уточнить правоту того или иного исследователя.

Изучение гербарных образцов, а также собственные наблюдения в онтогенезе этих 4 видов, позволили нам выявить не только признаки сходства, но и значительное различие между ними. *G. areysianum* — мощные пирамидальные кустарники до 3 м высотой, *G. anomalum* и *G. barbosanum* — тонкие, гнущиеся кустарники до 2 м, а *G. triphyllum* — кустарничек до 70 см высотой. Ветвление начинается у всех видов на первом году жизни на высоте 2—4 см над поверхностью почвы. Однако время появления ветвей неодинаково у различных видов: у *G. triphyllum* они закладываются через 1.5—2 месяца после появления проростка, у *G. barbosanum*, *G. areysianum* — через 2—2.5 месяца, а у *G. anomalum* — еще позже — через 3—3.5 месяца.

Виды зацветают на первом году вегетации. Симподиальные ветви у *G. triphyllum* формируются начиная с 25—28 узлов, у *G. anomalum* и *G. barbosanum* — с 20—23, у *G. areysianum* — с 16—17.

У *G. anomalum* листья первых трех узлов — цельные, с 4 по 13—14 — трехлопастные, а далее — пятилопастные (рис. 2); у *G. barbosanum* цельными являются листья только первых двух узлов, далее листовая серия совпадает с таковой *G. anomalum* (рис. 3). У *G. triphyllum* лопастные листья образуются с 6—8-го узла, в то время как у *G. areysianum* они закладываются лишь на 10—12 узлах. Пластинки листа *G. triphyllum* — трехлопастные, они рассечены до основания (рис. 4). У *G. areysianum* трехлопастность выражена слабее — лопасти не-

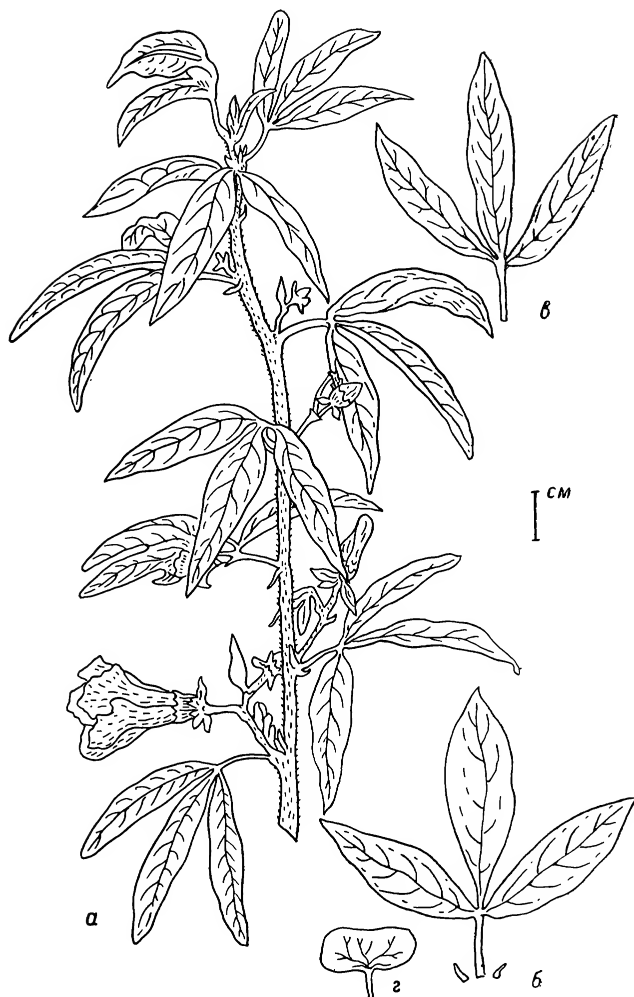


Рис. 4. *Gossypium triphyllum.*

глубокие — до $^1/_4$ длины пластинки (рис. 5). По глубине рассечения пластинки листа *G. anomalum* и *G. barbosanum* близки между собой (у первого глубина рассечения равна $^{10}/_{12}$, у другого $^{11}/_{12}$ длины пластинки).

Листья *G. areysianum* характеризуются единичным опушением (3—5 волосков на 1 мм^2), у *G. anomalum* и *G. barbosanum* опушение среднее (7—18), а у *G. triphyllum* — густое (70—90 на 1 мм^2), но у последнего вида волоски опушения почти в 2 раза короче таковых у других видов. Густое опушение листа *G. triphyllum* обусловливает его устойчивость к сосущим вредителям хлопчатника (паутинный клещик, хлопковая тля).

Эпидермальные клетки листа у *G. anomalum* и *G. barbosanum* сравнительно мелкие (1250—1350 на верхней поверхности, 1500—1600 — на нижней на 1 мм^2), средние (1150—1300 на 1 мм^2 на обеих сторонах листа) у *G. triphyllum* и крупные (800—900 на 1 мм^2 на обеих сторонах) у *G. areysianum.* Число устьиц у последнего на 1 мм^2 верхней эпидермы — 100—110, нижней — 130—140, у других — 250—280 на верхней, 300—450 на нижней эпидерме (см. таблицу).

Мезофилл у всех изученных видов всегда изолатерально-палисадный, 4—(5)-слойный; коэффициент палисадности у *G. areysianum* — 50, у *G. anomalum*, *G. barbosanum* — 65—70, у *G. triphyllum* — 80—83%. Пластинка листа у *G. areysianum*, *G. triphyllum* сравнительно тонкая (190 мкм), у других она более толстая (240—260 мкм).

Прицветники у *G. anomalum* и *G. barbosanum* удлиненные, 3—(4)-зубчатые, но у первого встречаются и с одним зубчиком (мечевидные). Следует отметить,

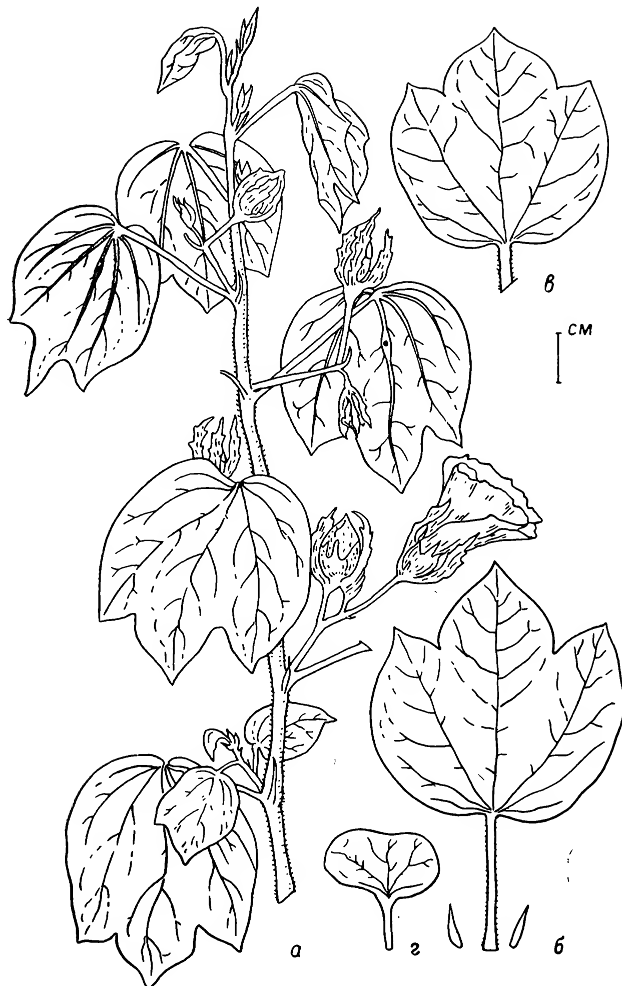


Рис. 5. *Gossypium areysianum.*

что в фазе цветения 2 боковых зубчика прицветника у *G. anomalum* очень мелкие, некоторые из них становятся заметными лишь с возрастом. У *G. barbosanum* прицветники 3—(4)-зубчатые, боковые зубчики нормально развиты уже в фазе бутонизации. *G. areysianum* характеризуется ланцетовидными прицветниками, имеющими 4 редуцированных зубчика, 2 из которых находятся в средней части, а 2 — в верхней трети прицветника. Прицветники *G. triphyllum* в 2—3 раза мельче, чем у предыдущих видов. Их форма варьирует от удлиненной до ланцетовидной, они заостренные, цельнокрайные и лишь в редких случаях имеют один слабо заметный боковой зубчик.

Чашечка у всех видов рода *Gossypium* 5-зубчатая; у *G. anomalum* и *G. barbosanum* зубчики одинаковых размеров, длина их достигает почти верхней трети длины коробочки. Чашечка у двух других видов мельче — зубчики ее совсем короткие: у *G. areysianum* они доходят почти до половины длины коробочки, в то время как у *G. triphyllum* не достигают даже нижней трети (рис. 6). Окраска венчика у *G. anomalum* и *G. barbosanum* светло-кремовая, у *G. areysianum* — желтая, у *G. triphyllum* — светло-лиловая, с крупными (до $^1/_3$ размера лепестка) антоциановыми пятнами у основания.

Коробочки *G. anomalum* и *G. barbosanum* небольшие, 1.8—2.4 см дл. и 1.2—1.4 см шир., яйцевидные, резко заостренные наверху, поверхность их глянцевая, с многочисленными ясно выраженными и слегка выступающими госсиполовыми вместилищами, которые у *G. anomalum* крупнее, чем у *G. barbosanum*. Коробочки *G. anomalum* при созревании полураскрытые, семена частично выпа-

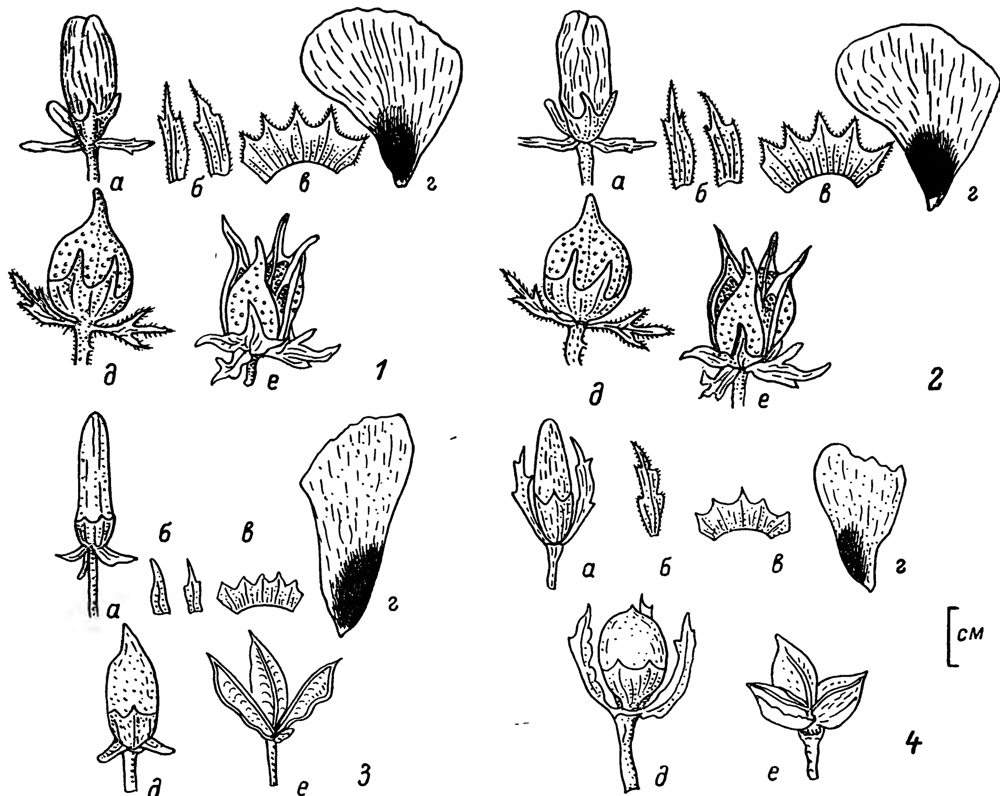


Рис. 6. Морфологическое строение генеративных органов *Gossypium anomalum* (*1*), *G. barbosanum* (*2*), *G. triphyllum* (*3*), *G. areysianum* (*4*).

а — бутон, *б* — прицветники, *в* — чашечка, *г* — лепесток, *д* — коробочка, *е* — раскрытая коробочка.

дают, на ложных перегородках имеются волоски. Коробочки *G. barbosanum* к моменту созревания более широко раскрываются и семена (слипшиеся друг с другом) выпадают на землю; на ложных перегородках волоски реже. Коробочки у обоих видов 3—4-гнездные. У *G. areysianum* и *G. triphyllum* коробочки только 3-гнездные, с мелкими, слабозаметными госсиполовыми вместилищами; овальные, гладкие, с короткой острой верхушкой у первого вида и опушенные, удлиненные, с заостренной верхушкой — у второго. При созревании коробочки у обоих видов широко раскрываются.

Сравнительно крупные семена (6—7 мм дл., 4—5 мм шир.) у *G. anomalum* и *G. barbosanum*, наиболее мелкие (4—5 мм дл. и 3 мм шир.) — у *G. triphyllum*, средние (5—6 мм дл., 3—4 мм шир.) — у *G. areysianum*.

Опушение семени у этих 4 видов двухъярусное: первый ярус — подпушек — состоит из редких, чрезвычайно коротких (0.2—0.3 мм) волосков, второй ярус — из длинных (7—10 мм) волокон. Волоски более или менее волнообразно прижаты к поверхности семени, у *G. anomalum* они бежевые, у *G. barbosanum* — светло-коричневые, у *G. areysianum* — серо-бурые, у *G. triphyllum* — коричневые. Число волосков на 1 мм^2 достигает 260—300.

Общий план строения спермодермы рассматриваемых видов сходен с таковым у других видов рода *Gossypium* (Reeves, 1936; Дариев, 1980, и др.). Тем не менее они различаются отдельными деталями строения спермодермы. У *G. anomalum* и *G. barbosanum* толщина спермодермы 290—310 мкм, у *G. areysianum* — 190, и у *G. triphyllum* — 200 мкм. *G. areysianum* и *G. triphyllum* отличаются от других видов наличием двухслойной паренхимы наружного интегумента и 5—6 проводящих пучков, у других видов паренхима трехслойная и 8—9 проводящих пучков.

Семядоли зародыша у всех изученных видов почковидные, с хорошо заметными госсиполовыми вместилищами. Исключение составляет *G. triphyllum*,

у которого эти вместилища почти незаметные. Изучение поперечных срезов семядолей показало, что у этого вида они еще сформированы неполностью. Это, по-видимому, связано со скороспелостью данного вида. Темп развития зародыша опережает у него темп дифференциации госсиполовых вместилищ, и к моменту созревания семени они не успевают окончательно сформироваться.

В корешке зародыша у изучаемых видов заметны материнские клетки прото- и метаксилемы и чередующиеся с ними группы протофлоэмы, которые особенно ясно выражены у *G. triphyllum*.

Анализ литературных сведений и полученных нами данных о морфологическом и анатомическом строении различных органов, а также их географическое распространение позволяют признать *G. areysianum*, *G. triphyllum*, *G. anomalum* самостоятельными видами, а также считать правильным исключение *G. thurberi* из подсекции *Anomala* (Hutchinson e. a., 1947) и перенесение этого вида в подсекцию *Houzingenia* Fryx. (Fryxell, 1969).

Большое сходство *G. anomalum* с *G. barbosanum*, а также сравнительно легкая скрещиваемость их между собой, как показали наши наблюдения, подтверждают правоту Fryxell (1969), объединившего их в подсекцию *Anomala*. Однако вопреки мнению Phillips и Clement (1963) и Fryxell (1969) мы считаем необходимым понизить ранг *G. barbosanum* и считать его подвидом *G. anomalum*.

Резкое отличие *G. areysianum* от других видов по морфологии листа, цветка и жизненной форме подтверждает правильность перенесения его Мауером (1954) в секцию *Pseudopambak* Prokh., а в дальнейшем объединения его А. С. Дариевым и П. Валичеком (Dariev, Valiček, 1979) с видами подсекции *Erecta* Dariev et Valiček.

Генетический барьер между *G. anomalum* и *G. triphyllum*, а также различия в их морфологии и жизненных формах подтверждают целесообразность выделения Fryxell *G. triphyllum* в самостоятельную подсекцию *Triphylla*.

ЛИТЕРАТУРА

Дариев А. С. Морфологическое изучение рода *Gossypium* L. и близких родов в связи с их систематикой и эволюцией: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Л., 1980. 39 с. — *Мауер Ф. М.* Происхождение и систематика хлопчатника. — В кн.: Хлопчатник, т. 1. Ташкент, Изд-во АН УзССР, 1954. 384 с. — *Beasley J. O.* Meiotic chromosome behaviour in species, hybrids, haploids and induced polyploids of *Gossypium*. — J. Genet., 1942, N 27, p. 25—54. — *Dariev A. S., Valiček P.* Morphological and anatomical description of the cotton-species of subsection *Pseudopambak* Prokh. — Agricultura tropica et subtropica, Praga, 1979, N 12, p. 147—159. — *Douwes H.* The cytological relationships of *Gossypium somalense* Gürke. — J. Genet., 1951, vol. 50, N 2, p. 179—191. — *Fryxell P. A.* A classification of *Gossypium* L. (*Malvaceae*). — Taxon, 1969, vol. 18, N 5, p. 585—591. — *Hutchinson J. B., Sillow R. A., Stephens S. G.* The evolution of *Gossypium* and the differentiation of the cultivated cottons. — Oxford Univ. Press: London, 1947. 160 p. — *Phillips L. L., Clement D.* A new *Gossypium* from the Cape Verde Islands. — Bot. Mus. Leaf. Harvard. Univ., 1963, vol. 20, N 7, p. 213—219. — *Reeves R. G.* Comparative anatomy of the seeds of cottons and other malvaceous plants. II. *Hibisceae*. — Amer. J. Bot., 1936, vol. 23, N 6, p. 394—408. — *Saunders J. H.* The wild species of *Gossypium* and their evolutionary history. Oxford Univ. Press: London, 1961. 62 p. — *Todaro A.* Relasione sulla cultura dei cotoni in Italia. Seguito da una monographa del genere *Gossypium*. Roma, Palermo, 1877. 287 p.

Институт экспериментальной биологии растений АН УзССР, Ташкент.

Получено 25 XI 1982.

УДК 582.371.31 (571.6)

Бот. журн., т. 69, № 3

В. А. Недолужко

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *LONICERA* (*CAPRIFOLIACEAE*) СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

V. A. NEDOLUZHKO. A SURVEY OF THE SPECIES OF THE GENUS *LONICERA* (*CAPRIFOLIACEAE*) FROM THE SOVIET FAR EAST

Приведены результаты таксономического изучения дальневосточных представителей рода *Lonicera*. Внесены изменения в номенклатуру и типификацию. Всего во флору советского Дальнего Востока включаются 11 видов и подвидов этого рода.

Gen. *Lonicera*. L. 1753, Sp. Pl. : 173; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 80; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 35.

Lectotypus: *L. xylosteum* L. (Hitchcock, Green, 1929).

Subgen. *Lonicera*. — Gen. *Chamaecerasus* Duham. 1755, Trait. Arb. Arbust. 1 : 153. — *Lonicera* subgen. *Chamaecerasus* (Duham.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 40; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 467.

Typus: generis lectotypus.

Sect. 1. *Isika* (Adans.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 49; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 479. — Gen. *Isika* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 501. — *Lonicera* § *Isicae* DC. 1830, Prodr. 4 : 336.

Lectotypus: *L. alpigena* L. (lectotypus novus).

Subsect. 1. *Caeruleae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 66; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 485.

Typus: *L. caerulea* L.

1a. *L. caerulea* L. ssp. *caerulea*. — *L. caerulea* L. 1753, Sp. Pl. : 174; Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 139. — *L. caerulea* var. *kamtschatica* Sevast. 1818, B: Крашенинников, Описан. земли Камч. : 311. — *L. venulosa* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 542. — *L. emphyllocalyx* Maxim. 1886, op. cit. 31 : 58; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 486; Бочкарн. 1979, Бюлл. Всесоюзн. инст. растениевод. 96 : 46. — *L. caerulea* var. *venulosa* (Maxim.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 72. — *L. caerulea* ssp. *edulis* (Turcz.) Hult. 1930, Fl. Kamtch. 4 : 143, p. p., excl. pl. syst. Amur. — *L. kamtschatica* (Sevast.) Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 487, 730. — *L. turczaninowii* Pojark. 1958, цит. соч.: 731; 494; Ворош. 1966, Фл. советск. Дальн. Вост. : 387. — *L. regeliana* Boczkarn. 1975, Тр. прикл. бот. ген. сел. 51, 1 : 24, non Petzold et Kirchner, 1864, Arbor. Muscav. : 433. — *L. edulis* Turcz. ex Freyn var. *turczaninowii* (Pojark.) Kitag. 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 588. — *L. edulis*. auct. non Turcz. ex Freyn : Ворош. 1966, цит. соч. : 386, p. p., excl. pl. syst. Amur.

Typus: «In Helvetia» (Linn.).

Дальний Восток СССР: Приморье, Приамурье (чаще нижнее), Охотия, Камчатка, Корякия, басс. р. Анадырь (правые притоки), Командоры (о. Беринга,) Сахалин, Курилы. — Общее распространение. СССР: европейская часть (сев. и средн. полосы, Карпаты), Зап. и Вост. Сибирь, Кавказ, Казахстан (горы), Средн. Азия (горы); зарубежная Европа: Скандинавия, Центр. Европа (горы); зарубежная Азия: Иран, Афганистан, Зап. Гималаи, Китай (Джунгария, Кашгария, Сев., Сев.-Вост.), Монголия, п-ов Корея; Сев. Америка : Канада (от Ньюфаундленда до Лабрадора и Брит. Колумбии), США (Сев.-Вост., Сев.-Зап., Зап. — горы).

Мы, как и монограф рода A. Rehder (1903), принимаем широкую трактовку объема этого полиморфного подвида, в пределах которого описано множество таксонов как внутривидового, так и видового рангов.

Описание *L. emphyllocalyx* (Maximowicz, 1886) основывалось на морфологии плодов жимолостей, в то время слабо изученной. Не было обращено внимания на особый характер срастания ягод голубых жимолостей: прицветнички у них охватывают обе завязи дихазия, а затем, частично срастаясь с последними,

образуют единый ягодовидный псевдокарпий (у большинства других представителей секции *Isika* вследствие срастания завязей боками образуются синкарпии). Изучая образец *L. caerulea* из Японии, который собрал И. Танака на о. Хонсю, представленный маленькой веточкой в стадии цветения, К. И. Максимович впервые обратил внимание на способ образования у него псевдокарпия и, посчитав экземпляр уникальным, описал по нему новый вид *L. emphyllocalyx*. Он не заметил принадлежности указанного экземпляра к *L. caerulea* s. l., о чем свидетельствует отнесение им вновь описанного вида даже к другому подроду. Изучив типовой экземпляр (LE), мы пришли к выводу, что Максимовича ввели в заблуждение фрагментарность сбора и красноватый цвет молодых завязей. Впервые на это в описании *L. emphyllocalyx* обратил внимание Rehder (1909). А. И. Пояркова (1958) и Н. М. Бочкарникова (1979), приводя японскую расу для юга Сахалинской обл. в качестве нового вида флоры СССР, именовали ее также *L. emphyllocalyx*. Однако при узкой трактовке объема вида японскую голубую жимолость следует называть по приоритету *L. venulosa*, а название *L. emphyllocalyx* не может быть использовано, так как основано на неверном определении.

Название *L. regeliana* Boczkarn. оказалось поздним омонимом действительно обнародованного, но основанного на другом типе — *L. regeliana* Petzold et Kirchner, и в соответствии с «Международным кодексом ботанической номенклатуры» (статьи 45.3 и 64.1) должно быть отвергнуто. Название *L. regeliana* Petzold et Kirchner является «nomen superfluum» для восточно-азиатского вида *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb.

1b. *L. caerulea* L. ssp. *edulis* (Turcz. ex Regel) Hult. 1930, Fl. Kamtch. 4 : 143, p. p.; Hara, 1952, Enum. Sperm. Jap. : 39, p. p., quoad pl. syst. Amur. — *L. caerulea* var. *edulis* Regel, 1873, Русск. дендр.: 144;, Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 72. — *L. edulis* Turcz. ex Freyn, 1902, Österr. Bot. Zeitschr. 52 : 111; Turcz. 1845, Bull. Soc. Nat. Moscou, 18 : 524, pro syn.; Пояpк. 1958, Фл. СССР, 23 : 492; Ворош. 1966, Фл. советск. Дальн. Вост.: 386, p. p., quoad pl. syst. Amur. — *L. caerulea* γ Turcz. 1845, l. c. : 524. — *L. caerulea* var. *edulis* Herd. 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1 : tab. 3, nom nud.

Typus: «In monte Dahuriae inter Nerczinsk et Nerczinskoi Zavod, Soloneschnoi Chrebet, 1831, Turczaninov» (LE).

Дальний Восток СССР: Приморье (басс. р. Амур), Приамурье (кроме нижнего). — Общее распространение. СССР: Вост. Сибирь (южн., юго-вост.); зарубежная Азия: Монголия (сев.-вост.), Китай (басс. р. Амур).

При формальном обнародовании названия *L. caerulea* var. *edulis* Regel Э. Л. Регель (1873) ссылался на экземпляры и диагноз Н. С. Турчанинова, а J. Freyn (1902), обнародуя название *L. edulis* Turcz. ex Freyn, указывал в качестве типового экземпляр: «Zeijskaja Pristań, an feuchten Stellen der Bergwälder, VI 1899, № 275, F. Karo» (W). При просмотре экземпляров Турчанинова (тип и изотип) и изотипа из гербария Каро (LE) мы убедились в их полном сходстве. Голотипом названия *L. caerulea* ssp. *edulis* (Turcz. ex Regel) Hult. следует считать экземпляр Турчанинова с собственноручным авторским диагнозом: «Distinguitur a *L. caerulea* et *pallasii* foliis longis et baccis obovatis edulibus».

Subsect. 2. *Distegiae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 98. — *Lonicera* § *Cuphanthae* DC. 1830, Prodr. 4 : 336. — *Lonicera* subsect. *Adenostegiae* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 735, 505. — *Lonicera* sect. *Lonicerastrum* Zajts. 1962, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 6, 8 : 274.

Lectotypus: *L. involucrata* (Richards.) Banks ex Spreng. (Зайцев, 1962).

2. *L. tolmatchevii* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 735, 505.

Typus: «Sachalin, ad ripam dextram fl. Tymj, prope pag. Argipagi, ad cursum infereorem amniculi Argi, 8 VIII 1954, A. Tolmatchev» (LE).

На этикетке типового экземпляра имеется фамилия второго коллектора — Л. В. Моториной, которая и собрала впервые в природе этот вид годом раньше (9 VIII 1953).

Дальний Восток СССР: Сахалин (басс. р. Тымь, эндемик!).

Вид близок к североамериканскому *L. involucrata* (Richards.) Banks ex Spreng., и выделение его в отдельную подсекцию ничем не оправдано.

Subsect. 3. *Alpigenae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 102; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 530.

Lectotypus: *L. alpigena* L. (Зайцев, 1962).

3. **L. alpigena L. ssp. glehnii (Fr. Schmidt) Nedolushko comb. nov.** — *L. glehnii* Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 12, 2 : 142; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 107; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 532. — *L. alpigena* var. *glehnii* (Fr. Schmidt) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 96; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 842.

Lectotypus: «Von Dui und Arkai nach Süden verbreitet, 1860, Fr. Schmidt» (LE) (Пояркова, 1958).

Дальний Восток СССР: Сахалин (южн., средн.), Курилы (о. Кунашир, о. Итуруп). — Общее распространение. Зарубежная Азия: Япония (о. Хоккайдо, о. Хонсю).

Subsect. 4. **Praeflorentes (Nakai) Nedolushko, stat. nov.** — *Lonicera* sect. *Praeflorens* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 363. — *Lonicera* subsect. *Bracteatae* (Hook. fil. et Thoms.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 84, p. p. — *Lonicera* ser. *Praeflorentes* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 515, descr. ross.

Typus: *L. praeflorens* Batal.

4. *L. praeflorens* Batal. 1892, Acta Horti Petropol. 12, 1 : 169; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 90; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 515.

Lectotypus: «Mandshuria austro-orientalis, ad fl. Sedemi, 1887, M. Jankowski» (LE) (Пояркова, 1958).

Дальний Восток СССР: Приморье (южн.). — Общее распространение. Зарубежная Азия: Япония (о. Хонсю), Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея.

Subsect. 5. *Rhodanthae* (Maxim.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 113; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 535. — *Lonicera* sect. *Rhodanthae* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 38.

Lectotypus: *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel (Зайцев, 1962).

Вопреки общепринятому мнению (Rehder, 1903; Пояркова, 1958) Максимович рассматривал эту группу как секцию. Хотя в обзоре восточноазиатских жимолостей (Maximowicz, 1878) при группах видов ранг не указан вообще, но на с. 50 для *L. linderifolia* Maxim. отмечено: «species quoad sectionem dubia». Учитывая также подчинение групп непосредственно подродам, можно заключить, что всех их автор понимал в ранге секций.

5. *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir. 1849, Lonic. Russ. Reich.: 26; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 117; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 539. — *L. nigra* auct. non L. : Cham. et Schlecht. 1828, Linnaea, 3 : 137.

Lectotypus: «Kamtschatka, Chamisso» (LE) (Пояркова, 1958).

Дальний Восток СССР: Приморье (сев.-вост.), Приамурье (басс. рек, впадающих в Охотское море и Татарский пролив, вверх по р. Амур — до с. Циммермановка), Охотия (южн., п-ов Кони, низовья р. Ямы), Камчатка (на Командорах отсутствует), Сахалин, Курилы. — Общее распространение. Зарубежная Азия: Япония (о. Хоккайдо, о. Хонсю).

6a. *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel ssp. *maximowiczii*. — *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel, 1857, Gartenflora, 6 : 107; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 116; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 535. — *Xylosteum maximowiczii* Rupr. 1857, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 15 : 156. — *L. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 106, p. p., excl. pl. jap., sach. et kuril.; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 843, p. p.

Typus: «Am ganzen Amur» (Mandshuria ad. fl. Amur, 1855, R. Maack (LE).

Дальний Восток СССР: Приморье, Приамурье (нижнее и среднее). — Общее распространение. Зарубежная Азия: Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея.

6b. **L. maximowiczii (Rupr.) Regel ssp. sachalinensis (Fr. Schmidt) Nedolushko comb. nov.** — *L. maximowiczii* var. *sachalinensis* Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 12, 2 : 142; Rehd. 1903, Ann. Rep.

Missouri Bot. Gard. 14 : 116. — *L. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 106, p. p., quoad pl. jap., sach. et kuril.; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 537; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 843, p. p.

Lectotypus: «Ssussunai, 11 IX 1861, Glehn» (LE) (Пояркова, 1958).

Дальний Восток СССР: Сахалин (южн., средн.), Курилы (о. Кунашир, о. Шикотан, о. Итуруп, о. Зеленый). — Общее распространение. Зарубежная Азия: Япония (о. Хоккайдо).

До последнего времени у ряда зарубежных ботаников сохраняется мнение, что на материке, как и на островах, распространен *L. sachalinensis* (Ohwi, 1965; «Flora Coreana», 1976). Это мнение, как показала еще Пояркова (1958), ошибочно. На материке произрастает лишь *L. maximowiczii* ssp. *maximowiczii*. Если же данные таксоны рассматриваются как единый вид, то называться таковым по приоритету должен *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel.

Sect. 2. *Lonicera*. — Gen. *Chamaecerasus* Duham. 1755, Trait. Arb. Arbust. 1 : 153, p. p. — *Lonicera* § *Chamaecerasi* (Duham.) DC. 1830, Prodr. 4 : 335, p. p. — *Lonicera* sect. *Coeloxylosteum* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 124; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 544.

Typus: generis lectotypus.

Subsect. 1. *Lonicera*. — *Lonicera* gruppe *Ochranthae* Zab. 1903, in Beissner, Schelle und Zabel, Handb. Laubholz-Ben. : 458, p. p. — *Lonicera* subsect. *Ochranthae* (Zab.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 133, p. p. — *Lonicera* ser. *Chrysanthae* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 555, descr. ross. — *Lonicera* sect. *Ochranthae* auct. non Zab. : Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 365, p. p.

Typus: generis lectotypus.

Кроме *L. xylosteum* L. и *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb., мы включаем в эту узко трактуемую нами подсекцию еще китайскую *L. koehneana* Rehd. и японскую *L. demissa* Rehd.

7. *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1 : 388; Turcz. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11 : 93, nom. nud.; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 139; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 555. — *Xylosteum gibbiflorum* Rupr. 1857, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 15 : 136. — *Lonicera regeliana* Petzold et Kirchner, 1864, Arbor. Muscav.: 433. — *L. chrysantha* var. *longipes* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 44; Rehd. 1903, l. c. : 140. — *L. gibbiflora* (Rupr.) Dipp. 1889, Handb. Laubholzk. 1 : 237; Поярк. 1958, цит. соч. : 557. — *L. longipes* (Maxim.) Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 555. — *L. chrysantha* ssp. *gibbiflora* (Rupr.) Kitag. 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh.: 587.

Typus: «In rupibus Dahuriae orientalis prope Zuruchantai, 1831, Turczaninov» (LE).

Дальний Восток СССР: Приморье, Приамурье, Сахалин (южн., средн.), Курилы (о. Кунашир). — Общее распространение. СССР: Вост. Сибирь (Читинская обл.); зарубежная Азия: Сев. и Сев.-Вост. Китай, Монголия (р. Халхин-Гол), п-ов Корея, Япония (о. Хоккайдо).

Исходя из морфологических различий типов и незначительных хиатусов в ареале, Пояркова различала здесь три самостоятельных вида: *L. chrysantha* s. str., *L. gibbiflora* и *L. longipes*. Изучение изменчивости признаков *L. chrysantha* s. l. убедило нас в том, что в Восточной Азии произрастает лишь один этот вид, а два других являются его синонимами.

Subsect. 2. *Tataricae* Rehd. emend. Nedolushko. — *Lonicera* subsect. *Tataricae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 125, p. p., excl. *L. arborea* Boiss.; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 544. — *Lonicera* subsect. *Ochranthae* (Zab.) Rehd. 1903, l. c. : 133, p. p.; Поярк. 1958, цит. соч. : 555, p. p.

Lectotypus: *L. tatarica* L. (Зайцев, 1962).

8. *L. ruprechtiana* Regel, 1870, Gartenflora, 19 : 68; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 135; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 563. — *Xylosteum gibbiflorum* Rupr. var. *subtomentosum* Rupr. et Maack, 1857, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 15 : 369. — *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Ledeb. var. *subtomentosa* (Rupr. et Maack) Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur.: 136.

Typus: «Circa ostium fl. Sungari, 1856, Maack» (?).

Дальний Восток СССР: Приморье, Приамурье (средн., район г. Советская Гавань). — Общее распространение. Зарубежная Азия: Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея.

Руководствуясь протологом, Пояркова (1958) указывала, что вид описан с р. Амур близ устья р. Сунгари, а его тип хранится в Ленинграде. При тщательном просмотре дальневосточных и восточно-азиатских коллекций по роду *Lonicera* (в том числе и типовых) в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) мы не обнаружили экземпляров, соответствующих вышеприведенной цитате протолога. Вполне вероятно, что их не видели ни Пояркова, ни авторы цитируемых таксономических изменений (Maximowicz, 1859; Regel, 1870). Максимович процитировал лишь один лично собранный им экземпляр, а Регель, давший таксону новое название (nomen novum) и возведший его в ранг вида, вообще не цитировал гербарных образцов. Ввиду отсутствия в гербарных коллекциях (LE) сборов Р. К. Маака с устья р. Сунгари мы вынуждены прибегнуть к выбору неотипа (neotypus). На наш взгляд, таковым наиболее правильно и удобно считать упомянутый экземпляр Максимовича: «Im Bureja-Gebirge, auf bewaldeten Inseln, 13 Aug. 1856, fr. mat., C. Maximowicz» (LE).

9. *L. maackii* (Rupr.) Herd. 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1 : 204; Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 141; Поярк. 1958, Фл. СССР, 23 : 565; Kitag. 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 589. — *Xylosteum maackii* Rupr. 1857, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 15 : 369. — *Lonicera maackii* f. *podocarpa* Franch. ex Rehd. 1903, l. c. : 141.

Typus: «Unterhalb des Chingan-Gebirges am Linken Amur-Ufer» (протолог); «Mandshuria, ad fl. Amur, № 351, 1855, R. Maack» (LE — этикетка).

Дальний Восток СССР: Приморье, Приамурье (Буреинские горы, р. Уссури, район г. Советская Гавань). — Общее распространение. Зарубежная Азия: Китай (сев., сев.-вост., вост., центр., южн.), п-ов Корея, Япония (о. Хонсю).

Все известные нам авторы флор и обработок, включая монографов (Rehder, 1903, 1949; Пояркова, 1958), указывали в качестве автора вида Рупрехта или Максимовича, однако первый (Ruprecht, Maack, 1857) рассматривал этот вид в пределах рода *Xylosteum*, а второй (Maximowicz, 1859), хотя и помещал его среди видов рода *Lonicera*, формально не обнародовал названия *L. maackii*.

ЛИТЕРАТУРА

Бочкарникова Н. М. *Lonicera emphyllocalyx* Maxim. — новый для флоры СССР вид жимолости. — Бюл. Всес. ин-та растениевод., 1979, вып. 96, с. 46—48. — *Зайцев Г. Н.* Интродукция жимолости в Ленинград. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1962, сер. 6, вып. 8, с. 184—275. — *Пояркова А. И.* Род Жимолость — *Lonicera* L. — В кн.: Флора СССР, т. 23, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 467—573, 728—739. — *Регель Э. Л.* Русская дендрология, вып. 3. СПб, 1873, с. 123—224. — *Flora* Coreana, vol. 6. Phyongyang, 1976. 311 p. — *Freyn J.* Plantae Karoanae amuricae et zeaënsae. — Österr. Bot. Zeitschr., 1902, Jg. 52, N 3, S. 110—113. — *Hitchcock A. S.*, *Green M. L.* Standart species of Linnean genera of *Phanerogamae*. — Intern. Bot. Congr. Cambridge, 1930, Nomenclature. London, 1929, p. 111—119. — *Maximowicz C. J.* Primitiae florae amurensis. St.-Pétersb., 1859. 504 p. — *Maximowicz C. J.* Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. II. *Lonicera* L. Species Asiae orientalis. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 1878, t. 24, p. 35—51. — *Maximowicz C. J.* Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. VI. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 1886, t. 31, p. 12—121. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p. — *Regel E.* *Lonicera ruprechtiana* Rgl. — Gartenflora, 1870, Bd 19, S. 68. — *Rehder A.* Synopsis of the genus *Lonicera*. — Ann. Rep. Mi. Bot. Gard., 1903, vol. 14, p. 27—232. — *Rehder A.* Note on the morphology of the fruit of *Lonicera caerulea*. — Rhodora, 1909, vol. 11, N 131, p. 209—211. — *Rehder A.* Bibliography of cultivated trees and shrubs. Massachusetts; New York: Macmillan Co., 1949. 825 p. — *Ruprecht F. J.*, *Maack R.* Die ersten botanischen Nachrichten über das Amurland. II. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 1857, t. 15, p. 354—383.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 9 III 1982.

УДК 537.533.35 : 581.44 : 576.3/.4 : 665.347.4 Бот. журн., т. 69, № 3

М. Ф. Данилова, Т. К. Кашина

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЯДРЫШКА В КЛЕТКАХ ВЕРХУШКИ ПОБЕГА *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*)

M. F. DANILOVA, T. K. KASHINA. NUCLEOLAR ULTRASTRUCTURE IN *PERILLA OCYMOIDES* SHOOT APEX (*LAMIACEAE*)

Ядрышки интерфазных клеток как вегетативной, так и префлоральной меристемы *Perilla ocymoides* образуют выросты диаметром 0.1—0.2 мкм, число и протяженность которых сильно варьируют. Часто имеют место контакты поверхности этих выростов с внутренней мембраной ядерной оболочки, причем в одном случае удалось наблюдать картину, которая может быть интерпретирована как выход из выроста ядрышка в ядерную пору V-образных структур, состоящих из нескольких субъединиц. Предполагается, что своеобразная структура ядрышка в меристематических клетках периллы является отражением его нуклеолонемной организации, на основе которой, по-видимому, может эффективно осуществляться как процессинг пре-рРНК, так и транспорт предрибосом в цитоплазму.

Ультраструктура ядрышка в клетках верхушек побегов растений изучена пока лишь у небольшого числа видов. В вегетативных меристемах *Sinapis alba* (Havelange, Bernier, 1974), *Pisum sativum* (Nougarède, 1977), *Xanthium strumarium* (Havelange, 1980) и *Triticum aestivum* (Аветисова, Чельцова, 1980) небольшие компактные ядрышки состоят из расположенного в центре массива фибриллярного материала, окруженного кольцом гранул. В префлоральных меристемах горчицы, дурнишника и пшеницы ядрышки крупнее, компактность их меньше, гранулярные и фибриллярные зоны переплетаются между собой, в результате чего они становятся менее отчетливыми. У *Perilla nankinensis* (Nougarède, Bronchart, 1967) в отличие от вышеназванных видов как в вегетативной, так и в префлоральной меристемах ядрышки компактные, относительно гомогенные, часто обрамленные по краям небольшими «почками», состоящими из того же материала, что и основной массив ядрышка.

Мы работали с другим видом рода *Perilla*, а именно с *P. ocymoides*. Оказалось, что для клеток верхушки побега этого вида характерны ядрышки с выростами, подобными «почкам», которые описаны A. Nougarède и R. Bronchart (1967 : fig. 1a, b, 3b). Однако у *P. ocymoides* выросты ядрышек выражены в гораздо большей степени: число их может составлять более двух десятков, а длина — превышать диаметр ядрышка. Изучению ультраструктуры и топографии таких ядрышек и посвящена данная работа.

Материал и методика

Периллу масличную сорта Новинка (*P. ocymoides*, сем. *Lamiaceae* Lindl.) — типичное короткодневное растение — выращивали в лаборатории светофизиологии Агрофизического научно-исследовательского института в установках с люминесцентными лампами при неиндуктивных и индуктивных фотопериодах, определяющих переход растений от роста к репродукции. Применяли три световых режима: непрерывное освещение (НО), длинный день (ДД) и короткий день (КД). Изучали апикальные меристемы растений из трех опытов: 1976 г. (варианты: НО; НО+2 КД; НО+4 КД; НО+6 КД; НО+8 КД); 1978 г. (варианты: НО; НО+8 КД) и 1979 г. (варианты: НО, ДД). Ко времени окончания опытов растения были в возрасте 66—86 дней, достигли высоты 15—60 см, образовали по 8—13 ярусов листьев и в зависимости от режима выращивания продолжали расти или переходили к цветению. Фиксацию почек, как правило, проводили глутаровым альдегидом с дополнительной фиксацией OsO_4 в тепле и на холоду по общепринятой методике. Материал заключали в эпон или аралдит. Срезы делали с помощью ультратома Reichert. Изучение срезов и фотографирование проводили на электронных микроскопах Tesla BS 500 и JEM-7A в лаборатории морфологии и анатомии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

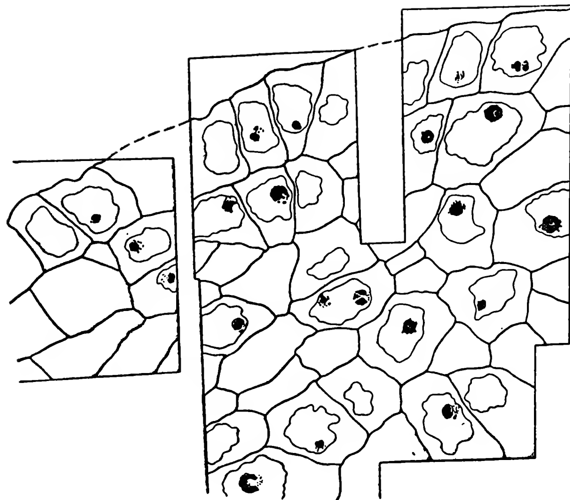


Рис. 1. Топография ядрышек с выростами в клетках префлоральной меристемы побега 66-дневного растения *Perilla ocymoides*.

Схема половины апекса составлена на основе 7 обзорных микрофотографий, сделанных при увеличении 3 тыс.

Результаты

В апикальной меристеме побега *Perilla ocymoides*, как и обычно в меристеме, ядра занимают значительную часть объема клеток (рис. 1), причем размер их не меняется при переходе растений к цветению. Очертания ядер в основном неправильные, хроматин диффузный, и лишь иногда видны небольшие участки конденсированного хроматина. Часто в одном ядре бывает по два ядрышка; как правило, ядрышки очень мелкие. В клетках вегетативной меристемы средний диаметр ядрышка около 1.5, а после 7—8 дней индукции он возрастает до 2 мкм.[1]

Ядрышки в меристеме *P. ocymoides*, как правило, располагаются вблизи ядерной оболочки (рис. 1; 2, *А*, *Б*, 3, *А* — см. вклейки), причем иногда можно видеть, что они прикреплены к ней с помощью участка хроматина — «ножки» (рис. 2, *А*). К ножке примыкает светлоокрашенная фибриллярная зона, представляющая собой, по-видимому, область ядрышкового организатора. Она граничит с основной массой ядрышка, состоящей из темноокрашенных фибриллярного и гранулярного компонентов. Ядрышки на одних срезах имеют довольно правильные очертания (рис. 3, *Б*), на других окружены глобулами (рис. 2, *А*; 3, *А*), выростами (рис. 2, *Б*; 4, *А*, *Б*, *В* — см. вклейку) или и теми и другими одновременно (рис. 4, *Г*). Глобулы располагаются как вне основной массы ядрышка, так и внутри ее, диаметр их довольно постоянен (около 0.2 мкм), а число может достигать 20 (рис. 4, *Г*). Иногда глобулы довольно плотно прилегают друг к другу, образуя подобие сот (рис. 3, *А*). В этом случае они имеют не округлую, как обычно, а полигональную форму. Местами на поверхности глобул отчетливо выявляется подобие оболочки (рис. 2, *А*; 3, *А*, стрелки). Выросты ядрышек на всем протяжении имеют примерно одинаковую толщину (рис. 2, *Б*; 4). Сечения выростов, проведенные в случайных плоскостях, иногда удивительно напоминают срезы хромосом. Обычно выросты либо соединяют между собой 2—3 массива ядрышка (рис. 4, *А*, *Б*), либо проходят вдоль части поверхности ядрышка (рис. 4, *В*), или же выходят за его пределы. В связи с этим длина выростов, зафиксированных на снимках, сильно варьирует: минимальная почти равна ширине, а максимальная превышает ее в 10 раз (рис. 2, *Б*). Между соседними выростами всегда имеются светлые промежутки (рис. 4, *А*—*В*), иногда очень узкие, порядка 10—20 нм.

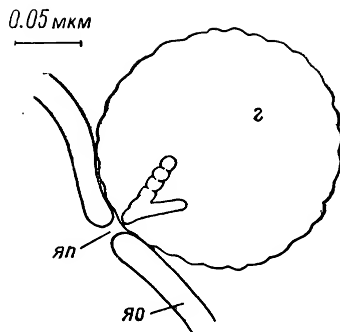
Сопоставление структуры выростов и глобул, присутствующих одновременно на одних и тех же срезах (рис. 4, *А*, *Г*), а также сопоставление срезов ядрышек различных клеток и изучение серийных срезов ядрышек приводят к убеждению, что глобулы представляют собой поперечные сечения выростов: диаметр глобул и ширина выростов совпадают (около 0.2 мкм), и те и другие состоят преимущественно из фибриллярного материала, в поверхностном слое и тех и других различаются субъединицы диаметром около 10 нм.

Описанную структуру ядрышек с выростами мы наблюдали в почках растений всех вариантов опытов при различных способах фиксации. В вегетативных почках с НО и ДД клетки с такими ядрышками были обнаружены в поверх-

[1] Измерения проводили на препаратах, приготовленных для световой микроскопии.

Рис. 6. Схема строения V-образной структуры на поперечном срезе выроста ядрышка (см. рис. 5, *Б*).

Видно, что большее плечо V-образной структуры состоит из глобулярных субъединиц, в то время как в меньшем их не видно, возможно, из-за направления плоскости среза. Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.



ностных слоях периферической (рис. 2, *Б*; 5 — см. вклейку), центральной и переходной (рис. 3, *А*; 4, *А*) зон собственно апикальной меристемы, а также в сердцевине и зачатках листьев. В зачатках листьев ядрышки с выростами встречаются в области будущего черешка и средней жилки: в клетках протодермы, паренхимы и в инициальных клетках прокамбия, однако в маргинальной меристеме мы их не наблюдали. В почках растений, подвергнутых фотопериодической индукции цветения, ядрышки с выростами были обнаружены также во всех слоях меристемы (рис. 1; 2, *А*; 4, *Б—Г*), причем частота встречаемости их на срезах возрастала одновременно с увеличением объема ядрышек.[2]

Таким образом, складывается впечатление, что ядрышки с выростами свойственны всем клеткам апикальной меристемы побега *P. ocymoides* как в вегетативной, так и в префлоральной фазах развития растений, хотя число выростов и их длина могут сильно варьировать от среза к срезу. Возможно, это связано не только с плоскостью сечения ядрышка, но и с положением клеток в цикле, однако мы не располагаем данными по этому вопросу.

Поскольку ядрышки *P. ocymoides*, как правило, смещены к периферии ядра (рис. 1), постоянно наблюдались контакты их выростов с внутренней мембраной ядерной оболочки (рис. 2, *А*, *Б*; 3, *А*; 5). В одном случае в месте такого контакта выроста ядрышка с порой ядерной оболочки удалось обнаружить V-образные структуры, состоящие из нескольких глобулярных субъединиц (рис. 5, *Б*, стрелка; 6).

Обсуждение результатов

Главное, что нуждается в обсуждении на основе представленных выше материалов, — это вопрос о природе и функциональном значении выростов ядрышек, наблюдаемых в клетках верхушек побегов *P. ocymoides*.

Мы считаем, что к этим выростам применим термин «нуклеолонема», предложенный в 1951 г. Эстаблем и Сотэло (см. обзоры: Кикнадзе, 1961; Ченцов, 1966) и рекомендованный Номенклатурным комитетом симпозиума в Монтевидео (Swift, 1966) для описания нитевидных элементов ядрышка диаметром 0.1 мкм и больше.

По современным представлениям, основу нуклеолонем составляют петли ДНК, отходящие от ядрышкового организатора. Они сходны с петлями хромосом типа «ламповых щеток», которые являются местами активного синтеза РНК (Lettré e. a., 1966; La Cour, 1966; Lafontaine, Lord, 1973; Giménez-Martín e. a., 1977; Ashraf, Godward, 1980).

В вопросе об ультраструктурной организации нуклеолонем, несмотря на интенсивные исследования, проводившиеся в последние десятилетия с привлечением радиоавтографических и цитохимических методов, все еще нет единодушия. Не вызывает сомнения, что нити ДНК ядрышкового организатора, составляющие основу нуклеолонем, должны быть как-то связаны с комплексами транскриптов пре-рРНК (Miller, Beatty, 1969; Franke e. a., 1978, и др.). Однако еще не ясна локализация внутри нуклеолонем ДНК, РНК и белков (Lafontaine, Lord, 1973; Luck, Lafontaine, 1980), также неясно и функциональное значение нуклеолонем.

На электронных фотографиях ядрышек клеток верхушки побега *P. ocymoides* светлоокрашенные фибриллярные зоны ядрышкового организатора непосредственно граничат с основной массой ядрышка, от которой в свою очередь

[2] Увеличение размера ядрышек при флоральной эвокации меристем связано, согласно последним данным (Jacqmard e. a., 1981), с амплификацией генов рРНК.

отходят выросты — нуклеолонемы. Обычно в ядрышках нуклеолонемы имеют вид извилистых анастомозирующих между собой тяжей, образующих запутанные клубки (Ченцов, 1966; Lafontaine, Lord, 1973). У *P. ocymoides* по неизвестным причинам архитектоника нуклеолонемного клубка при обычном для электронной и микроскопии способе фиксации и контрастирования выявляется отчетливее, чем у большинства изученных до сих пор видов высших растений. Сами выросты выглядят как тяжи диаметром около 0.2 мкм, состоящие из плотноупакованного преимущественно фибриллярного материала с отчетливым пограничным слоем. Поскольку, по современным представлениям (Георгиев, Бакаев, 1978), ДНК во время активной транскрипции должна быть полностью декомпактизована, а в нуклеолонемах, имеющих диаметр 0.1—0.3 мкм, она, по-видимому, обладает третичной структурой (Cadrin e. a., 1981), можно предположить, что выросты ядрышек в клетках верхушки побега *P. ocymoides* связаны с посттранскрипционным преобразованием пре-рРНК (процессингом).

В результате процессинга, включающего соединение пре-рРНК с белками, последующие расщепление, урезание и модификацию продуктов транскрипции, образуются 2 неравные субъединицы рибосом (Birnstiel, 1967; Perry, 1967, 1981; Ченцов, Поляков, 1974; Ченцов, 1978). Они мигрируют в цитоплазму по отдельности: малая раньше, большая позже, так как она дольше комплектуется в ядрышке (Perry, 1967; Edström, Lönn, 1976). В отличие от больших субъединиц малые субъединицы рибосом проходят сборку не в ядрышке, а в каких-то других частях ядра или в цитоплазме (Уотсон, 1978). Есть сведения, что малые субъединицы рибосом могут соединяться в ядре с информационной РНК и вместе покидать его (McConkey, Hopkins, 1965; Henshaw e. a., 1965; Joklik, Becker, 1965; Спирин, 1971; Preobrazhensky, Spirin, 1978). Как происходит выход предрибосом из ядра в цитоплазму, до сих пор не известно. В метаболически активных растительных и животных клетках функция транспорта предрибосом обычно приписывается разного рода структурам, известным под названиями «ядерных тел», «кариосом», «сферул», «микроядрышек», «микропуффов», «фибриллярных тел» и т. д. (см. обзоры: Lafontaine, 1968; Risueño e. a., 1978). Локализация этих структур у поверхности ядрышка, среди масс хроматина и вблизи ядерной оболочки дает основание предполагать, что они отпочковываются от ядрышка и свободно мигрируют через нуклеоплазму к ядерной оболочке (Sankaranarayanan, Hyde, 1965; Lafontaine, 1965, 1968; Risueño e. a., 1978). Радиоавтографические данные подтверждают такую кинетику «ядерных тел» (Vagner-Capodano e. a., 1982).

У *P. ocymoides* поперечные сечения выростов ядрышек, наблюдаемые на отдельно взятых ультратонких срезах, также могут быть приняты за отпочковавшиеся от ядрышка фрагменты («ядерные тела»). Однако на серийных срезах устанавливается непрерывность этих структур с основным телом ядрышка. Следовательно, та же функция — транспорт предрибосом через нуклеоплазму — в данном случае осуществляется иначе: не за счет свободной миграции «ядерных тел», а путем контактов поверхности выростов ядрышка с внутренней мембраной ядерной оболочки.

В большинстве случаев видимого транспорта материала через ядерные поры обнаружить не удается, хотя ядрышки часто располагаются вблизи ядерной оболочки и ядерные поры находятся в контакте с массой ядрышка (Bernhard, 1966). Есть данные о том, что частицы при проходе через поры, внутренний диаметр которых меньше, чем их размеры, претерпевают значительные конформационные изменения, в результате чего они либо становятся невидимыми, либо вытягиваются в стержневидные структуры, или же объединяются в полисомы, чтобы быть способными покинуть ядро (Stevens, Swift, 1966; Monneron, Bernhard, 1969; Franke, Scheer, 1970, 1974; Lönn, Edström, 1977; Paine, Horowitz, 1980).

Благодаря частым контактам поверхности выростов ядрышек *P. ocymoides* с внутренней мембраной ядерной оболочки на одном из срезов удалось обнаружить картины, которые могут быть интерпретированы как выход из выроста ядрышка в ядерную пору V-образных структур (рис. 5). Эти структуры оказались около 110 (60+50) нм длиной и состояли из нескольких субъединиц (рис. 6). По-видимому, процессинг этих структур завершается либо во время

прохода через поровый комплекс, либо после выхода их в цитоплазму, вблизи липидов. Предполагается, что обнаруженные V-образные структуры могут представлять собой малые субъединицы рибосом (возможно, в комплексе с информационной РНК).

Итак, наблюдаемая в меристематических клетках *P. ocymoides* своеобразная структура ядрышка является отражением его нуклеолонемной организации. Такая организация ядрышка, по-видимому, потенциально способна обеспечить более эффективный, чем обычно, перенос информации, в частности благодаря тому, что на ее основе могут одновременно осуществляться как процессинг пре-рРНК, так и транспорт предрибосом в цитоплазму.

Представляет интерес топография таких ядрышек в тканях *P. ocymoides* — классического короткодневного растения (Мошков, 1961). Известно, что у фотопериодически чувствительных растений апикальные меристемы побегов (или отдельные их зоны) являются мишенями гормонального стимула, идущего из листьев (Rijven, Evans, 1967; Knox, Evans, 1968; Bernier, 1971). Как показано в данной работе, ядрышки с выростами характерны для клеток всех зон собственно апикальной меристемы побега, а также для области черешка и средней жилки листовых зачатков. В дифференцирующихся и развитых листьях *P. ocymoides* ядрышек с выростами мы не наблюдали, хотя ранее в работе, посвященной изучению ультраструктуры их хлоропластов (Кашина и др., 1981), нами были просмотрены ультратонкие срезы более 30 вариантов листовых пластинок. Это дает основание поставить вопрос, не являются ли ядрышки с выростами в верхушке побега *P. ocymoides* структурными индикаторами клеток — мишеней гормонального стимула?

Мы благодарим Б. С. Мошкова за постоянное внимание к работе. Мы также признательны А. Е. Васильеву и Ю. В. Гамалею за просмотр и обсуждение рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисова Л. В., Чельцова Л. П. Изменение ультраструктуры клеток апекса побега *Triticum aestivum* при переходе к генеративному развитию. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1203—1210. — *Георгиев Г. П., Бакаев В. В.* Три уровня структурной организации хромосом эукариот. — Мол. биол., 1978, т. 12, № 6, с. 1205—1230. — *Кашина Т. К., Данилова М. Ф., Мошков Б. С.* Ультраструктура хлоропластов листьев *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) и фотопериодическая реакция цветения. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1685—1694. — *Кикнадзе И. И.* О взаимодействии ядрышка и хромосом. — Цитология, 1961, т. 3, № 1, с. 3—19. — *Мошков Б. С.* Фотопериодизм растений. Л.; М.: Сельхозгиз, 1961. 318 с. — *Спирин А. С.* Нерибосомные рибонуклеопротеидные частицы (информосомы) животных клеток. Пущино-на-Оке, препринт, 1971. 37 с. — *Ченцов Ю. С.* Структура и химия ядрышка как органоида синтеза клеточных рибосом. — Усп. совр. биол., 1966, т. 62, № 3 (6), с. 324—344. — *Ченцов Ю. С.* Общая цитология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 344 с. — *Ченцов Ю. С., Поляков В. Ю.* Ультраструктура клеточного ядра. М.: Наука, 1974. 176 с. — *Уотсон Дж.* Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978. 720 с. — *Ashraf M., Godward M. B. E.* The nucleolus in telophase, interphase and prophase. — J. Cell Sci., 1980, vol. 41, p. 321—329. — *Bernhard W.* Ultrastructural aspects of the normal and pathological nucleolus in mammalian cells. — Nat. Cancer Inst. Monogr., 1966, vol. 23, p. 13—38. — *Bernier G.* Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. — Canad. J. Bot., 1971, vol. 49, N 6, p. 803—819. — *Birnstiel M.* The nucleolus in cell metabolism. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1967, vol. 18, p. 25—58. — *Cadrin M., Lord A., Lafontaine J. G.* The nucleolar cycle in the myxomycete *Physarum polycephalum*. I. Ultracytochemical characteristics of the mature nucleolus and the persisting nucleolar material during the mitotic stages. — Canad. J. Bot., 1981, vol. 59, N 7, p. 1134—1148. — *Erdström J.-E., Lönn U.* Cytoplasmic zone analysis. RNA flow studied by micromanipulation. — J. Cell Biol., 1976, vol. 70, N 3, p. 562—572. — *Franke W. W., Scheer U.* The ultrastructure of the nuclear envelope of amphibian oocytes: a reinvestigation. II. The immature oocyte and dynamic aspects. — J. Ultrastr. Res., 1970, vol. 30, N 3—4, p. 317—327. — *Franke W. W., Scheer U.* Structures and functions of the nuclear envelope. — In: Busch H. (ed.) The cell nucleus. I. N. Y.; London: Acad. Press, 1974, p. 219—347. — *Franke W. W., Scheer U., Trendelenburg M.* e. a. Morphology of transcriptionally active chromatin. — Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1978, vol. 42, N 2, p. 755—772. — *Giménez-Martin G., de la Torre C., Lopez-Saez J. F., Espona P.* Plant nucleolus: structure and physiology. — Cytobiologie, 1977, vol. 14, N 3, p. 421—462. — *Havelange A.* The quantitative ultrastructure of the meristematic cells of *Xanthium strumarium* during the transition to flowering. — Amer. J. Bot., 1980, vol. 67, № 8, p. 1171—1178. — *Havelange A., Bernier G.* Descriptive and quantitative study of ultrastructural changes in the apical meristem of mustard in transition to flowering. I. The cell and nucleus. — J. Cell Sci., 1974, vol. 15, N 3, p. 633—644. — *Henshaw E. C., Revel M., Hiatt H. H.* A cytoplasmic particle bearing messenger ribonucleic acid in rat liver. — J. Mol. Biol., 1965, vol. 14, N 1, p. 241—256. — *Jacqmard A., Kettmann R., Pryke J. A.* e. a.

Ribosomal RNA genes and floral evocation in *Sinapis*. — Ann. Bot., 1981, vol. 47, N 3, p. 415—417. — *Joklik W. K.*, *Becker Y.* Studies on the genesis of polyribosomes. I. Origin and significance of the subribosomal particles. II. The association of nascent messenger RNA with the 40S subribosomal particle. — J. Mol. Biol., 1965, vol. 13, N 2, p. 496—520. — *Knox R. B.*, *Evans L. T.* Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. 12. An autoradiographic study of evocation in the shoot apex. — Austral. J. Biol. Sci., 1968, vol. 21, N 6, p. 1083—1094. — *La Cour L. F.* The internal structure of nucleoli. — In: Darlington C. D., Lewis K. P. (ed.). Chromosomes today. I. Edinburgh; London, 1966, p. 150—160. — *Lafontaine J. G.* A light and electron microscope study of small spherical nuclear bodies in meristematic cells of *Allium cepa*, *Vicia faba* and *Raphanus sativus*. — J. Cell Biol., 1965, vol. 26, N 1—2, p. 1—17. — *Lafontaine J. G.* Structural components of the nucleus in mitotic plant cells. — In: Dalton A. J., Hagyenau F. (ed.). Ultrastructure in biological systems, 3. The nucleus. N. Y.; London: Acad. Press, 1968, p. 151—196. — *Lafontaine J. G.*, *Lord A.* An ultrastructural and radioautographic investigation of the nucleolonemal component of plant interphase nucleoli. — J. Cell Sci., 1973, vol. 12, N 2, p. 369—383. — *Lettré R.*, *Siebs W.*, *Paweletz N.* Morphological observations on the nucleolus of cells in tissue culture, with special regard to its composition. — Nat. Cancer Inst. Monogr., 1966, vol. 23, p. 107—124. — *Lönn U.*, *Edström J.-E.* Protein synthesis inhibitors and export of ribosomal subunits. — Biochem. Biophys. Acta, 1977, vol. 475, N 4, p. 677—679. — *Luck B. T.*, *Lafontaine J. G.* An ultracytochemical study of nucleolar organization in meristematic plant cells (*Allium porrum*). — J. Cell Sci., 1980, vol. 43, p. 37—58. — *McConkey E. H.*, *Hopkins J. W.* Subribosomal particles and the transport of messenger RNA in HeLa cells. — J. Mol. Biol., 1965, vol. 14, N 1, p. 257—270. — *Miller O. L.*, *Beatty B. R.* Visualization of nucleolar genes. — Science, 1969, vol. 164, N 3881, p. 955—957. — *Monneron A.*, *Bernhard W.* Fine structural organization of the interphase nucleus in some mammalian cells. — J. Ultrastr. Res., 1969, vol. 27, N 3—4, p. 266—288. — *Nougarède A.* On the infrastructural localization of basic proteins in the nucleus and nucleolus of cells in pea axillary meristems submitted to or released from apical dominance. — Protoplasma, 1977, vol. 93, N 2—3, p. 341—356. — *Nougarède A.*, *Bronchart R.* Description des lieux d'incorporation de la thymidine tritiée au niveau des infrastructures du méristeme préfloral du *Perilla nankinensis* (Lour.) Decne. — C. R. Acad. Sci., Paris, D, 1967, t. 264, N 15, p. 1844—1847. — *Paine Ph. L.*, *Horowitz S. B.* The movement of material between nucleus and cytoplasm. — In: Prescott D. M., Goldstein L. (ed.). Cell biology. A comprehensive treatise, vol. 4. N. Y.: Acad. Press, 1980, p. 299—338. — *Perry R. P.* The nucleolus and the synthesis of ribosomes. — In: Davidson J. N., Cohn W. E. (ed.). Prog. Nucl. Acid. Res. Mol. Biol., vol. 6. N. Y.; London: Acad. Press, 1967, p. 219—258. — *Perry R. P.* RNA processing comes of age. — J. Cell Biol., 1981, vol. 91, № 3, 2, p. 28—38. — *Preobrazhensky A. A.*, *Spirin A. S.* Informosomes and their protein components: the present state of knowledge. — Prog. Nucl. Acid Res. Mol. Biol., 1978, vol. 21, p. 1—38. — *Rijven A. H. G. C.*, *Evans L. T.* Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. 10. Changes in ^{32}P incorporation into nucleic acids of the shoot apex at induction. — Austral. J. Biol. Sci., 1967, vol. 20, N 1, p. 13—24. — *Risueño M. C.*, *Moreno Diaz de la Espina*, *Fernández-Gomez M. H.*, *Giménez-Martín G.* Nuclear micropuffs in *Allium cepa* cells. I. Quantitative ultrastructural and cytochemical study. — Cytobiologie, 1978, vol. 16, N 2, p. 209—223. — *Sankaranarayanan K.*, *Hyde B. B.* Ultrastructural studies of a nuclear body in peas with characteristics of both chromatin and nucleoli. — J. Ultrastr. Res., 1965, vol. 12, N 5-6, p. 748—761. — *Stevens B. J.*, *Swift H.* RNA transport from nucleus to cytoplasm in *Chironomus* salivary glands. — J. Cell Biol., 1966, vol. 31, p. 55—77. — *Swift H.* Committee on the nucleolar nomenclature. — Nat. Cancer Inst. Monogr., 1966, vol. 23, p. 573—574. — *Vagner-Capodano A. M.*, *Bouteille M.*, *Stahl A.*, *Lissitzky S.* Nucleolar ribonucleoprotein release into the nucleoplasm as nuclear bodies in cultured thyrotropin-stimulated thyroid cells: autoradiographic kinetics. — J. Ultrastr. Res., 1982, vol. 78, N 1, p. 13—25.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Агрофизический научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 5 IV 1983.

УДК 581.331.2 : 582.757.3

Бот. журн., т. 69, № 3

О. П. Камелина

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА И ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У *DAPHNIPHYLLUM MACROPODUM* (*DAPHNIPHYLLACEAE*)

O. P. KAMELINA. THE ANTHER AND POLLEN GRAIN DEVELOPMENT IN *DAPHNIPHYLLUM MACROPODUM* (*DAPHNIPHYLLACEAE*)

У *Daphniphyllum macropodum* пыльники 4-гнездные, латрорзные, вскрываются продольно. Стенка пыльника формируется по основному типу, массивная, состоит из 8 (10) слоев: эпидермы, эндотеция, 4 (5) средних слоев и 2 (3)-слойного секреторного тапетума. В эндотеции и двух сохраняющихся средних слоях образуются фиброзные утолщения. В зре-

лом пыльнике стенка 4-слойная. Микроспорогенез протекает по симультанному типу, тетрады микроспор тетраэдральные и изобилатеральные. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. Отмечено большое число аномалий при развитии пыльников. Полученные данные сопоставлены с литературными. Проанализированы отдельные эмбриологические признаки в порядке *Hamamelidales*.

Составляя эмбриологическую характеристику сем. *Daphniphyllaceae* и ознакомившись с литературой, мы выяснили, что это семейство было недостаточно изучено и многие процессы развития эмбриональных структур в нем не описаны. В литературе кратко освещены мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *D. macropodum* (Ventura, 1930; Satô, 1972) и приведены некоторые сведения о строении пыльника и пыльцевых зерен у *D. himalayense* (Bhatnagar, Garg, 1977). В этой связи мы провели детальное исследование развития мужских эмбриональных структур у *D. macropodum*, результаты которого в кратком изложении приведены в эмбриологической характеристике сем. *Daphniphyllaceae* (Камелина, 1981а) и более полно — в настоящей статье.

Материал и методика

Daphniphyllum macropodum — дафнифиллум длинночерешковый — вечнозеленое небольшое, очень декоративное дерево с крупными кожистыми темнозелеными на длинных красных черешках и с красными жилками листьями. Растение двудомное. Цветки мелкие, безлепестные, собранные в пазушные кисти. В цветках мужских деревьев по 6—12 тычинок с очень короткими нитями и крупными базально прикрепленными пыльниками. *D. macropodum* растет в горных лесах Китая, п-ова Корея и Японии, интродуцирован на Черноморском побережье Кавказа.

Материал для исследования был собран в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Фиксировали цветочные почки, зачатки соцветий, молодые соцветия, бутоны на разных стадиях развития и пыльники из раскрывшихся цветков перед началом и во время пыления. Применяли фиксирующую смесь FAA, затем материал обрабатывали по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 8—12 мкм, препараты окрашивали по Фёльгену с подкраской гематоксилином Эрлиха или алциановым синим и процноновыми красителями.

Результаты исследования

Пыльники у *D. macropodum* 4-гнездные, латрорзные, вскрываются продольно, при этом стенки гнезд не разворачиваются, а в результате разрушения перегородки между гнездами и нескольких клеток эпидермы, замыкающих гнезда, образуется небольшая щель, сквозь которую и высыпается мельчайшая пыльца при покачивании пыльника от ветра.

На ранних стадиях развития, когда будущее гнездо пыльника представляет собой меристематический бугорок, в субэпидерме по всей длине пыльника дифференцируются археспориальные клетки. Периклинальное деление, проходящее в этих клетках, образует два слоя, сразу же функционально отличающихся друг от друга: наружный — первичный париетальный слой — формирует стенку пыльника, и внутренний — спорогенный слой образует впоследствии массивную спорогенную ткань.

Стенка пыльника формируется по основному (Davis, 1966), но усложненному дополнительными делениями типу. При этом наблюдаются три волны периклинальных делений, постепенно увеличивающих число слоев в стенке. Так, первичный париетальный слой образует 2 вторичных париетальных слоя, которые в свою очередь делятся, в результате чего возникают 4 промежуточных слоя; каждый из них еще раз делится, но чаще только 3 внутренних, четвертый — наружный, не делясь, дифференцируется в эндотеций. Так образуются 7 (8) слоев стенки пыльника, лежащих под эпидермой. Схематично это можно изобразить следующим образом (см. схему).

Схема формирования стенки пыльника у *Daphniphyllum macropodum*



Два внутренних слоя, примыкающих к спорогенной ткани, дифференцируются в тапетум; средних слоев, лежащих между тапетумом и эндотецием, чаще бывает 4, иногда 5. Таким образом, сформированная стенка пыльника массивная, состоит из 8 (10) слоев: эпидермы, эндотеция, 4 (5) средних слоев и 2 (3 — за счет дополнительных делений в отдельных клетках) слоев тапетума (рис. 1, *1*).

Остановимся на процессах дальнейшего развития отдельных слоев стенки пыльника и их дифференциации.

Т а п е т у м — как и у всех покрытосеменных, двойствен по происхождению. Наружная часть тапетума является производным вторичного париетального слоя, вернее даже одного из промежуточных слоев, двуслойная (рис. 1, *1*). Внутренняя часть тапетума дифференцируется из клеток связника, примыкающих к спорогенной ткани, на ранней стадии, еще до образования наружной части тапетума, она 2—3-слойная. К концу образования стенки пыльника в наружной части тапетума проходят антиклинальные деления, увеличивающие число клеток в слоях по сравнению со средними, а в отдельных клетках и периклинальные, в результате чего наружная и внутренняя части тапетума становятся морфологически однородными, многослойным кольцом окружая спорогенную ткань (рис. 1, *1*; 2, *1—3* — см. вклейку). К началу мейоза в микроспороцитах клетки тапетума заполняются плотной, содержащей белковые соединения цитоплазмой, а с началом мейоза ядра в них делятся без цитокинеза и клетки становятся 2—4-ядерными (рис. 1, *2*, *3*; 2, *1—3*). Деструкция тапетума и лизис содержимого его клеток начинаются со стадии вакуолизации 1-ядерных пыльцевых зерен, но его остатки и клеточные оболочки с орбикулами наблюдаются и на довольно поздних стадиях (рис. 2, *5*, *6*). В зрелом пыльнике тапетум отсутствует, заметна лишь тапетальная пленка с мелкими орбикулами (рис. 1, *4*; 2, *7*).

Таким образом, тапетум у *D. macropodum* клеточный секреторный, многоядерный и многослойный.

С р е д н и е с л о и образуются из промежуточных слоев в результате их периклинальных делений. Чаще всего их бывает 4, иногда 5 (рис. 1, *1*). Из них 2 слоя, примыкающих к эндотецию, сохраняются на всем протяжении развития пыльника. Клетки их постепенно разрастаются, в них, как и в эндотеции к моменту образования генеративной клетки в пыльцевых зернах, появляются фиброзные утолщения (рис. 2, *6*). В зрелом пыльнике эти слои сохраняются (рис. 1, *4*; 2, *7*). Остальные средние слои довольно рано дезинтегрируются и полностью лизируются (рис. 1, *2*, *3*; 2, *4—7*). Здесь очевиден пример специализации средних слоев, которые выполняют разную функцию: внутренние — трофическую, наружные — механическую, укрепляя стенку зрелого пыльника.

Э н д о т е ц и й является производным наружного вторичного париетального слоя. Дифференциация его происходит раньше других слоев. На ранних стадиях в нем имеется незначительное количество крахмала (рис. 1, *1*). Постепенно клетки его увеличиваются, достигая к зрелости пыльника больших размеров (рис. 1, *2—4*; 2, *2—7*). Со стадии 1-ядерных микроспор стенки клеток утолщаются, затем в них образуются фиброзные пояски (рис. 1, *3*; 2, *6*). В цитоплазме накапливаются танины (рис. 1, *3*, *4*). Для этого вида характерно образование фиброзного слоя не только в стенках гнезд пыльника, но и в связнике, так что он окружает весь пыльник по периметру (рис. 1, *3а*; *4а*; 3, *1* —

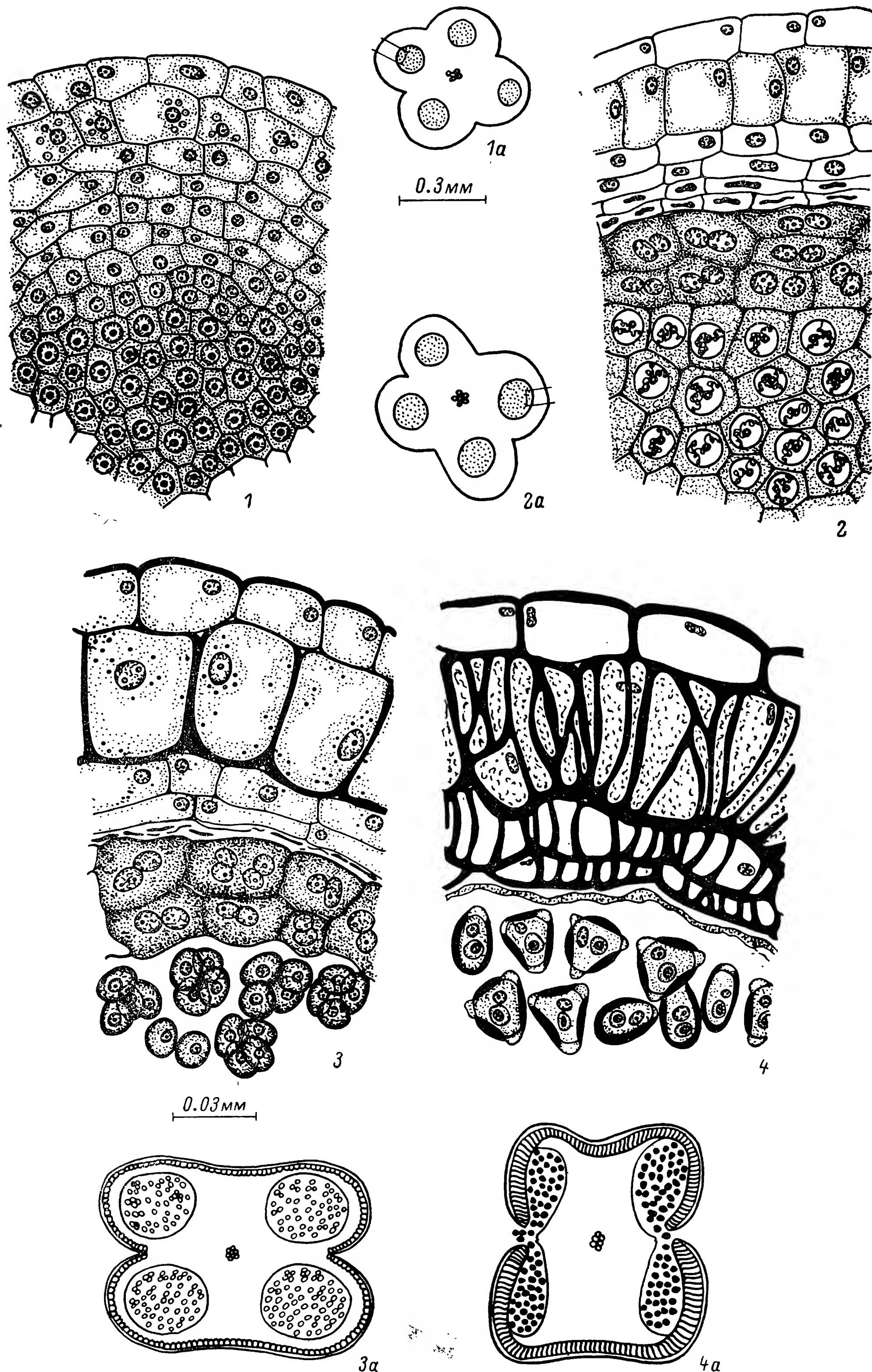


Рис. 1. Развитие пыльника у *Daphniphyllum macropodum*.

1 — сформированная стенка пыльника и спорогенная ткань; *1a* — схема пыльника на этой стадии; *2* — фрагмент пыльника и его схема (*2a*) на стадии микроспороцитов; *3* — участок пыльника и его схема (*3a*) на стадии 1-ядерных пыльцевых зерен; *4* — зрелый вскрывшийся пыльник с 2-клеточной пыльцой и его схема (*4a*) (*1—4a* — поперечные срезы).

см. вклейку). Это также можно рассматривать как черту специализации, когда фиброзный слой выполняет механическую функцию, укрепляя крупные пыльники в цветках с отсутствующим околоцветником. Отсутствуют фиброзные утолщения только в мелких замыкающих клетках в местах вскрытия тек (рис. 2, *6*, *7*).

Эпидерма представлена вначале некрупными вакуолизированными клетками, которые заметно увеличиваются по мере роста пыльника. Наружная стенка их покрывается кутикулой (рис. 1, *1—4*; 2, *5—6*). В зрелом пыльнике эпидерма сохраняется, в отдельных клетках ее также накапливается танин (рис. 2, *7*).

Стенка зрелого пыльника состоит таким образом из эпидермы, фиброзных эндотеция и двух средних слоев (рис. 1, *4*; 2, *7*).

Микроспорогенез. Многочисленные митотические деления спорогенных клеток первичного слоя образуют массивную многоклеточную спорогенную ткань, занимающую центральную часть пыльцевого гнезда (рис. 2, *1*). С прекращением митозов спорогенные клетки разрастаются, их ядра увеличиваются в размерах, а в стенках появляется каллоза, они преобразуются в микроспороциты (рис. 1, *2*; 2, *2*). Вначале микроспороциты плотно прилегают друг к другу, но по мере утолщения каллозной оболочки, которая откладывается неравномерно, появляются небольшие межклетники, ткань становится более рыхлой. Последовательно прослежены и представлены на рис. 4, *1—8* фазы мейоза при микроспорогенезе, который протекает по симультанному типу. Мейоз обычно осуществляется синхронно (рис. 2, *3*), что, однако, происходит не всегда, часто синхронность нарушается в одном и том же пыльнике и даже в одном гнезде. В зависимости от направления веретен в мейозе II образуются различные типы тетрад — тетраэдральные (рис. 4, *5*, *8—10*) или изобилатеральные (рис. 4, *6*, *7*, *11*). Тетрады в довольно толстых каллозных оболочках (рис. 2, *4*; 4, *9*). После гидролиза каллозной оболочки микроспоры еще продолжительное время сохраняют положение тетрад (рис. 1, *3*; 2, *5*; 3, *2*, *4*; 4, *10*, *11*).

Пыльцевое зерно. Микроспоры невелики по размерам, с плотной цитоплазмой и ядром в центре клетки (рис. 1, *3*; 4, *10*, *11*). Деление ядер микроспор происходит не синхронно, когда бо́льшая их часть находится еще в рыхлых тетрадах, но каждая микроспора уже имеет свою оболочку. Ядро сдвигается к стенке небольшой вакуолью, где и делится. Линзовидная генеративная клетка довольно продолжительное время наблюдается в пристенном положении. Цитоплазма пыльцевого зерна заполняется крахмалом (рис. 4, *12*, *13*). К этому времени пыльцевые зерна увеличиваются примерно вдвое, бо́льшая часть их уже обособилась, но некоторые еще продолжают оставаться в рыхлых тетрадах (рис. 2, *6*). Зрелые пыльцевые зерна мелкие, одиночные, 2-клеточные (рис. 1, *4*; 2, *7*). Генеративная клетка довольно крупная, овальная, с хорошо различимой цитоплазмой и хроматизированным ядром. Ядро вегетативной клетки без признаков дегенерации, цитоплазма заполнена запасными крахмалом и белком (рис. 4, *14*).

Таковы в норме процессы развития пыльника и пыльцевых зерен у *D. macropodum*.

Аномальные явления. В изучаемом материале в пыльниках довольно часто наблюдаются нарушения нормального развития, что сопровождается стерилизацией пыльцы. Это происходит на разных стадиях: до мейоза (гибель отдельных микроспороцитов), во время мейоза (нарушения в мейозе), на стадии тетрад (часто дегенерируют 2—3 микроспоры в тетраде), но больше всего после стадии тетрад: отдельные микроспоры деформируются, очень увеличиваются в размерах, их ядра и цитоплазма дегенерируют (рис. 3, *4*). Иногда после первого деления в микроспоре генеративная клетка не обособливается, а образуются 2 одинаковых ядра, которые затем еще раз делятся; такое 4-ядерное пыльцевое зерно не заполняется запасными питательными веществами, становится нежизнеспособным. Чаще всего микроспоры, остающиеся в тетрадах, приостанавливают свое развитие, содержимое клеток лизируется, некоторое время сохраняются лишь их оболочки (рис. 3, *5*). В большинстве случаев стерилизация пыльцы, очевидно, обусловлена аномальным развитием тапетума.

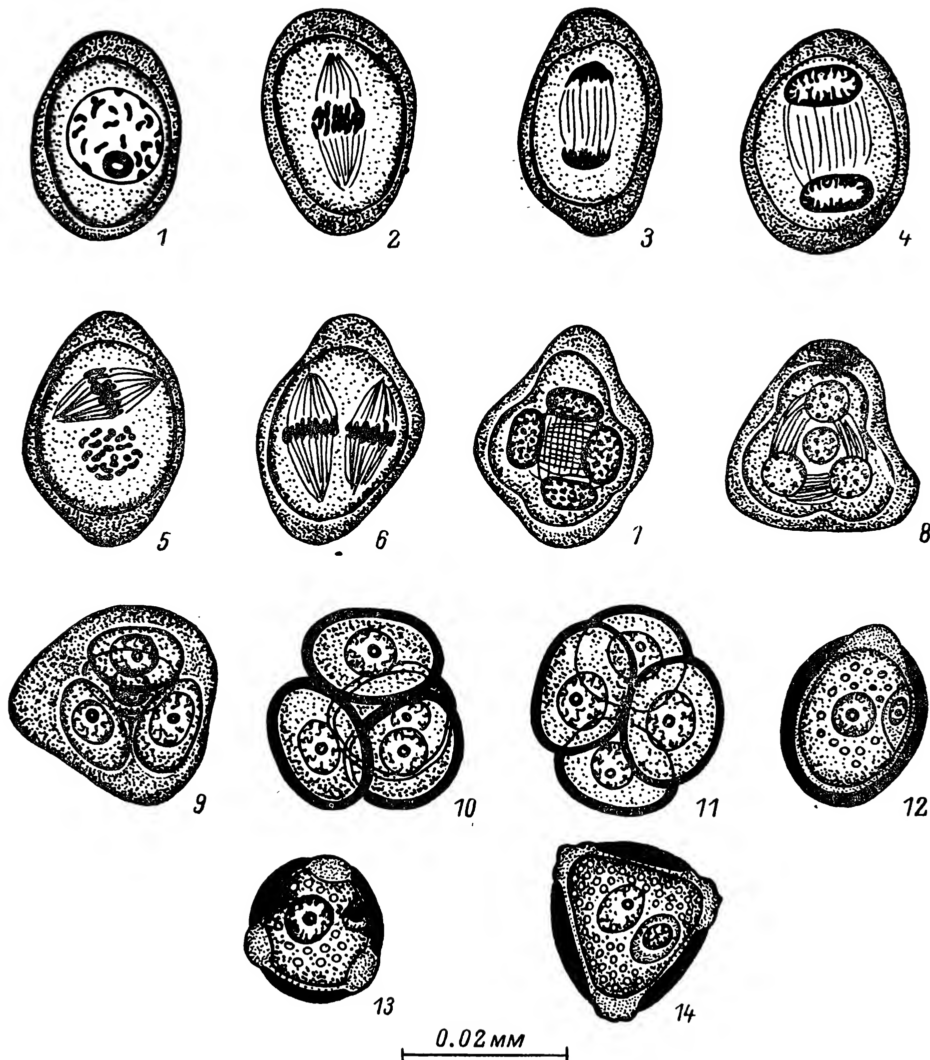


Рис. 4. Микроспорогенез и развитие пыльцевых зерен у *Daphniphyllum macropodum*.

1—4 — I деление мейоза; *5—8* — II деление мейоза; *9* — тетрада микроспор; *10—11* — 1-ядерные пыльцевые зерна, сохраняющие положение тетрад; *12—13* — 2-клеточные пыльцевые зерна; *14* — зрелое пыльцевое зерно.

Это выражается в разрастании его клеток, которые иногда могут занимать почти половину пыльцевого гнезда, выглядят активными (рис. 3, *4*, *5*), в то время, как в норме на этой же стадии тапетум начинает постепенно лизироваться (рис. 2, *5*), или в гипертрофированном росте отдельных участков тапетума, в которых ядра начинают активно делиться (рис. 3, *2*, *3*). Такие явления могут наблюдаться в одном или двух гнездах пыльника, тогда как в соседних развитие происходит нормально (рис. 3, *1*), поэтому во многих зрелых пыльниках имеется и фертильная, и стерильная пыльца. В связи с тем, что из вскрывшихся пыльников через небольшую щель (рис. 1, *4а*, 2, *7*) пыльца высыпается очень медленно, многие пыльцевые зерна начинают прорастать в пыльниках. Все эти аномалии, возможно, связаны с оранжерейным содержанием растений.

Обсуждение результатов

Как указывалось выше, в сем. *Daphniphyllaceae* до сих пор было исследовано (и то фрагментарно) развитие пыльников только у *D. himalayense* (Bhatnagar, Garg, 1977). Сравнивая результаты нашего исследования с материалами, имеющимися в литературе, можно отметить, что *D. macropodum* и *D. hima-*

layense имеют и общие, и индивидуальные черты. Так, у *D. macropodum* мы наблюдали только 4-гнездные пыльники, у *D. himalayense* отмечалось срастание пыльников, образование 6, 7, 8-гнездных наряду с нормальными 4-гнездными пыльниками. Для *D. macropodum* мы впервые определили и детально описали основной тип формирования стенки пыльника, у *D. himalayense* генезис стенки не прослежен, но обоим видам свойственна массивная сформированная стенка пыльника, состоящая из 8 (10) слоев: эпидермы, эндотеция, 4—5 средних слоев и 2—3-слойного секреторного тапетума. Однако если у *D. macropodum* в зрелом пыльнике 2 средних слоя сохраняются, то у *D. himalayense* все средние слои дегенерируют. Тетрады микроспор образуются симультанно у обоих видов. Зрелые пыльцевые зерна у *D. macropodum* 2-клеточные, у *D. himalayense* — 3-клеточные.

Таким образом, эти виды различаются строением стенки зрелого пыльника (у *D. macropodum* она состоит из 4 слоев: эпидермы, фиброзных эндотеция и 2 средних слоев; у *D. himalayense* — из 2 слоев: эпидермы и эндотеция) и пыльцевых зерен (2- и 3-клеточные соответственно). Эти факты свидетельствуют о некоторой гетеробатмии эмбриологических признаков внутри сем. *Daphniphyllaceae*.

Анализ и сопоставление основных эмбриологических признаков, имеющих систематическое значение и касающихся мужских эмбриональных структур, в порядке *Hamamelidales*, к которому относится и сем. *Daphniphyllaceae* (Takhtajan, 1980), показали следующее. По такому важному признаку, как тип формирования стенки пыльника, к сожалению, сравнимых данных нет, так как он определен только в семействах *Platanaceae* (тип двудольных) (Капинос, 1981) и *Daphniphyllaceae* (основной тип). Сформированная стенка пыльника у большинства семейств 4—5—6-слойная, а у *Daphniphyllaceae* она значительно массивнее — 8 (10)-слойная. Это же относится и к стенке зрелого пыльника, которая у большинства семейств 2-слойная и только у *Daphniphyllaceae* бывает 4-слойной. У *Daphniphyllum* фиброзный слой окружает по периметру весь пыльник, что является общим признаком с *Platanaceae*, для остальных семейств нет данных, но у всех эндотеций с фиброзными утолщениями. Тапетум — клеточный секреторный, 2—4-ядерный, у большинства семейств он однослойный, но у некоторых *Hamamelidaceae* он двуслойный (Никитичева, 1981), у *Daphniphyllaceae* — многослойный, а у *Simmondsiaceae* — многослойный, реорганизующийся, очевидно, в ложный периплазмодий (Wiger, 1935). Всем семействам свойствен симультанный тип микроспорогенеза. У большинства из них одиночная, 2-клеточная пыльца. Только у *Myrothamnaceae* она тетрадная (Jäger-Zürn, 1966), а у *Simmondsiaceae* — 3-клеточная (Наумова, 1981а), что встречается и у отдельных *Daphniphyllaceae* (Bhatnagar, Garg, 1977). Общим признаком для *Daphniphyllaceae* и *Buxaceae* (Наумова, 1981б) может считаться большое число стерильной пыльцы в пыльниках, а продолжительное пребывание пыльцевых зерен в рыхлых тетрадах у *Daphniphyllaceae* может рассматриваться, очевидно, как переходный признак от тетрадной (*Myrothamnaceae*) к одиночной (остальные семейства) пыльце.

Таким образом, семейства порядка *Hamamelidales* довольно однородны по основным эмбриологическим признакам мужских эмбриональных структур. Учитывая филогенетическую оценку этих признаков (Камелина, 1981б), следует отметить, что более примитивными признаками выделяются *Myrothamnaceae* (тетрадная пыльца) и *Daphniphyllaceae* (основной тип образования стенки пыльника), более продвинутыми — *Simmondsiaceae* (тапетум с реорганизацией, 3-клеточные пыльцевые зерна).

Дальнейшее эмбриологическое исследование семейств этого порядка позволит сделать более определенные выводы об их филогении.

Выражаю искреннюю благодарность за помощь при фиксации и приготовлении препаратов Н. Г. Тучиной и Н. А. Жинкиной.

ЛИТЕРАТУРА

Камелина О. П. Семейство *Daphniphyllaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981а, с. 172—176. — *Камелина О. П.* Таксономическая и филогенетическая оценка отдельных эмбриональных призна-

ков. В кн.: Морфологическая эволюция высших растений. М.: Наука, 1981б, с. 53—56. — *Капинос Г. Е.* Семейство *Platanaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981, с. 168—171. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Simmondsiaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981, с. 182—183. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Buxaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981, с. 176—182. — *Никитичева З. И.* Семейство *Hamamelidaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981, с. 164—168. — *Bhatnagar A. K., Garg M.* Affinities of *Daphniphyllum* — palynological approach. — Phytomorphology, 1977, vol. 27, N 1, p. 92—97. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. etc., 1966. 528 p. — *Jäger-Zürn I.* Inflorescenz und blütenmorphologische, sowie embryologische Untersuchungen an *Myrothamnus* Welw. — Beitr. Biol. Pflanz., 1966, Bd 42, Hf 2, S. 241—272. — *Satô J.* Development of the embryo sac of *Daphniphyllum macropodum* var. *humile* (Maxim.) Rosenth. — Sci. Rept. Tohoku Univ., 1972, Ser. 4, vol. 36, N 3, p. 129—133. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Ventura M.* Osservazioni sulla embriologia di *Daphniphyllum macropodum*. — Ann. Bot. (Roma), 1930, vol. 18, N 3, p. 395—401. — *Wiger I.* Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae*: Dis. Lund., 1935. 148 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 XII 1982.

УДК 537.533.35 : 581.3 : 582.475

Бот. журн., т. 69, № 3

В. В. Тренин

УЛЬТРАСТРУКТУРА ТАПЕТУМА МИКРОСПОРАНГИЯ *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*)

V. V. TRENIN. THE ULTRASTRUCTURE OF THE MICROSPORANGIAL TAPETUM IN *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*)

Приводятся результаты электронно-микроскопического изучения развития выстилающего слоя (тапетума) стенки микроспорангия. Тапетум у *Larix sibirica* секреторный, в период заложения он сохраняет ультраструктурную организацию меристематического типа. Цитоплазма клеток насыщена рибосомами, отмечен гранулярный эндоплазматический ретикулум, присутствуют митохондрии, лейкопласты, диктиосомы, липидные капли и мелкие пузырьки. В ходе развития тапетума число и активность органелл резко возрастают. Протопласты соседних тапетальных клеток связаны между собой цитоплазматическими тяжами, образуя единый ценоцит. Первые признаки лизиса органелл появляются в телофазе мейоза I. Обсуждаются функции отдельных органелл в связи с ролью тапетума в образовании пыльцы.

Микроспороциты, или материнские клетки микроспор, в пыльниках (микроспорангиях) сосудистых растений окружены слоем таблитчатых, заполненных густым содержимым, нередко многоядерных клеток, называемых тапетумом. Одной из функций тапетума, или выстилающего слоя стенки микроспорангия, является питание растущих и развивающихся пыльцевых зерен. На внутренней, обращенной к пыльцевым зернам клеточной стенке тапетума были обнаружены мелкие гранулы, которые назвали тельцами Убиша, или орбикулами. Орбикулы представляют собой сферические или слегка уплощенные (овальные) тельца, дающие реакцию на вещества, сходные с веществом экзины, т. е. на спорополленины (Поддубная-Арнольди, 1976).

В пыльниках у большинства изученных видов на внешней оболочке клеток тапетума образуется так называемая перитапетальная мембрана, которая ограничивает тапетум вместе с пыльцевыми зернами непроницаемым слоем, создавая тем самым необходимые условия для нормального развития пыльцы (Heslop-Harrison, 1969; Dickinson, 1970). У растений с секреторным типом тапетума, помимо наружной перитапетальной мембраны, на внутренней стороне иногда образуется другая ацетолизоустойчивая тапетальная пленка. Существует мнение, что внутренняя тапетальная пленка служит для прикрепления орбикул (Орел, Голубева, 1982). В пыльниках лилии орбикулы, перитапетальная

и тапетальная пленки вместе составляют комплексную мембрану, выстилающую гнездо пыльника ко времени цветения (Резникова, Виллемсе, 1981).

Строение тапетума голосеменных изучалось как на светооптическом, так и на электронно-микроскопическом уровнях. Имеются обзоры по голосеменным, в которых строению выстилающего слоя микроспорангия посвящены специальные разделы (Singh, 1978; Vasil, 1978). Однако число видов голосеменных, у которых ультраструктуру тапетума исследовали в ходе развития этой ткани, очень невелико. Из примерно 400 известных видов хвойных объектом такого исследования были только 3: *Podocarpus macrophyllus* (Vasil, Aldrich, 1970), *Pinus banksiana* (Dickinson, 1970; Dickinson, Bell, 1976a, b) и *P. sylvestris* (Willemse, 1971).

В настоящей работе приводятся результаты изучения ультраструктурных изменений в клетках тапетума лиственницы сибирской от момента заложения и до их дегенерации. На основании полученных и имеющихся в литературе данных предпринята попытка обсудить происхождение орбикул и значение их в построении экзины пыльцевых зерен хвойных. Обсуждаются также функции отдельных клеточных органелл в связи с ролью тапетума в образовании пыльцы. Фрагментарные сведения по строению тапетума лиственницы сибирской ранее были опубликованы нами в соответствующем разделе «Атласа ультраструктуры растительных тканей» (1980) и в книге «Репродуктивные структуры голосеменных» (1982). Указанные публикации могут служить источником дополнительной информации по тонкому строению тапетума лиственницы сибирской, а также некоторых других голосеменных.

Методика исследования

Периодическую фиксацию микростробилов *Larix sibirica* Ledeb. для электронной микроскопии проводили сначала в течение 4 ч при комнатной температуре в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4). После трехкратной (по 30 мин) промывки в том же буфере материал дофиксировали в 1%-м растворе OsO_4 в течение 14 ч при 4 °C. Образцы дегидратировали в серии спиртов и ацетоне, заливали в эпон-812. Ультратонкие срезы приготовляли на ультратоме ЛКБ III 8800. Срезы контрастировали 30 мин в 2%-м водном растворе уранил-ацетата, промывали в дистиллированной воде и подкрашивали 5—10 мин лимонно-кислым свинцом. Стадию развития микроспорангия устанавливали на полутонких срезах материала в световом микроскопе, подкрашивая их 1% водным раствором метиленового синего.

Результаты исследования

Дифференциация элементов спорангия у лиственницы сибирской происходит в тот период, когда мужские почки уже достигли значительной степени развития и имеют примордии микроспорофиллов в виде бугорков из однородных меристематических клеток, окруженных однослойной эпидермой. Спорогенные клетки у этого растения впервые можно четко анатомически идентифицировать в условиях южной Карелии в начале второй декады августа. Располагаются они в центральной части примордия микроспорофилла. Тапетум дифференцируется в конце второй—начале третьей декад августа. Клетки тапетума, как и спорогенные клетки, в период заложения сохраняют ультраструктурную организацию меристематического типа. Они имеют изодиаметрическую форму, содержат крупное ядро округлой формы с несколькими ядрышками. Клетки тапетума отличаются меньшими размерами от соседних спорогенных клеток, с другой стороны, их невозможно спутать с клетками промежуточных слоев стенки спорангия, так как последние значительно опережают клетки тапетума по степени дифференцированности, имеют сильно уплощенную форму и более развитую вакуолярную систему. Оболочки клеток тапетума на данной стадии развития тонкие, пронизаны многочисленными плазмодесмами. В цитоплазме отмечены отдельные профили цистернального гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), редкие, состоящие из 4—5 цистерн диктиосомы, продуцирующие немногочисленные мелкие везикулы. Пластиды представлены

лейкопластами с единичными тилакоидами. Гиалоплазма на электронных микрофотографиях кажется очень плотной, так как содержит большое число свободных рибосом. Имеются также мелкие вакуоли и мультивезикулярные тела.

Мейоз в микроспороцитах у лиственницы сибирской начинается осенью, в сентябре—октябре, в зависимости от погодных условий. Непосредственно перед мейозом пластиды и митохондрии в клетках тапетума приобретают вытянутую форму и иногда образуют перетяжки (рис. 1, *А* — см. вклейку). Вероятно, в это время происходит размножение пластид и митохондрий, так как в дальнейшем число их на срезах заметно увеличивается. Плазмалемма местами отходит от первичной оболочки, в образовавшемся пространстве видны мелкие пузырьки.

На стадии, когда микроспороциты находятся в профазе мейоза (зигонема — пахинема), ядра в клетках тапетума митотически делятся, но митоз не сопровождается цитокинезом, и клетки становятся двуядерными. Бóльшая часть хроматина в ядрах конденсирована. На этой стадии развития тапетума изменяется строение окружающих клетки оболочек (рис. 1, *Б*). Вероятно, меняется химический состав матрикса первичных клеточных стенок. Плазмодесмы исчезают, вместо них образуются цитоплазматические тяжи, соединяющие протопласты соседних клеток. Такие тяжи между тапетумом и другими клетками микроспорангия, в том числе и микроспороцитами, не обнаружены. В результате тапетальная ткань приобретает характер синцития.

Деление ядер в клетках тапетума проходит почти синхронно, по крайней мере в пределах одного спорангия. После деления размеры ставшей двуядерной клетки заметно увеличиваются. Пластиды и митохондрии снова приобретают округлую форму, в некоторых пластидах появляются крахмальные зерна. Увеличиваются число и активность диктиосом, которая выражается в отчленении ими большого числа пузырьков Гольджи. Очень заметно возрастает число цистерн ГЭР. В цитоплазме появляются сферосомы (термин «сферосомы» здесь указывает только на форму телец) с плотным гомогенным содержимым, часто контактирующие с мембранами ГЭР. На этой стадии развития клетки тапетума остаются на зиму.

Весной, перед продолжением мейоза в микроспороцитах, в пластидах клеток тапетума наблюдается максимальное содержание крахмала. Мейоз у лиственницы сибирской продолжается в марте и заканчивается в конце марта — начале апреля. ГЭР в клетках тапетума в это время достигает наибольшего развития, цистерны его тянутся многослойными рядами, параллельными оболочкам клетки. Повышенная активность ретикулума сопровождается высокой активностью аппарата Гольджи, диктиосомы которого продуцируют множество пузырьков.

На стадии телофазы мейоза I в клетках тапетума лиственницы сибирской отмечены первые признаки лизиса части органелл (рис. 1, *В*, *Г*). В основном веществе цитоплазмы (гиалоплазме) появляются светлые зоны нерегулярных очертаний. Отдельные зоны различаются на срезах по размеру и располагаются в клетке без особого порядка, но чаще — около ядер. В межмембранном пространстве оболочки митохондрий накапливается осмиофильное вещество (рис. 2, *А* — см. вклейку). Крахмал из пластид постепенно исчезает. Цитоплазма заполнена мелкими вакуолями, возникающими, вероятно, в результате автофагии. Содержимое вакуолей может выделяться путем экзоцитоза в полость между плазмалеммой и клеточной оболочкой (рис. 1, *В*).

На всем протяжении мейоза ядра клеток тапетума характеризуются наличием признаков, указывающих на их высокую активность. Они приобретают неправильную лопастную форму, из-за чего сильно увеличивается их поверхность. Внешняя мембрана оболочки ядра покрыта рибосомами и часто непосредственно переходит в элементы ГЭР (рис. 2, *А*). Цистерны ретикулума образуют в цитоплазме расширения, от них могут отпочковываться пузырьки, несущие на своей поверхности рибосомы. Подобных пузырьков, как и пузырьков Гольджи, много и в цитоплазме, и в пространстве между плазмалеммой и оболочкой клетки, но здесь их трудно отличить от пузырьков Гольджи, так как они лишены рибосом.

Лизис содержимого клеток тапетума продолжается на стадии поздних

тетрад микроспор и завершается на стадии свободных микроспор. На стадии тетрад микроспор оболочки клеток тапетума полностью лизируются (рис. 2, *Б*, *В*). Продолжается фрагментация цистерн ГЭР на отдельные пузырьки, несущие на поверхности рибосомы. В цитоплазме появляются осмиофильные глобулы диаметром 0.15—0.25 мкм с очень нечеткими границами. В это время вне протопластов, в инвагинациях, образованных плазмалеммой на радиальных и обращенных внутрь спорангия сторонах клеток, появляются орбикулы. Вся полость спорангия, содержащая тетрады микроспор и протопласты тапетума, отграничена от других слоев стенки микроспорангия осмиофильной перитапетальной мембраной (рис. 2, *В*). На стадии свободных микроспор протопласты тапетума некоторое время сохраняют целостность, затем содержимое цитоплазмы полностью дегенерирует (рис. 2, *Г*). За плазмалеммой выделяется узкий слой осмиофильного вещества, вероятно, спорополленина. В результате формируется прочная мембрана, которая сохраняет форму и границы бывших клеток тапетума.

Обсуждение

Протопласты клеток тапетума лиственницы сибирской сохраняют пристенное расположение в микроспорангии на всем протяжении мейоза в микроспороцитах. На стадии тетрад микроспор протопласты тапетума начинают внедряться в полость спорангия, но при этом всегда остаются заметными границы между отдельными протопластами. Такой тапетум относится к секреторному типу. Секреторный тапетум характерен для большинства изученных хвойных (Singh, 1978). Лиственница европейская — единственное исключение, у нее было описано образование периплазмодия (Mikulska e. a., 1969).

Наличие у европейской и сибирской лиственниц двух разных типов тапетума противоречит всей совокупности других эмбриональных признаков, которые у этих видов хорошо изучены и являются сходными. По нашему мнению, образование периплазмодия у лиственницы европейской — артефакт, который мог возникнуть в результате обработки материала. На иллюстрациях в работе E. Mikulska с соавторами (1969) трудно различить типичные орбикулы, но все же они видны (например, на табл. 5, рис. 2; табл. 7; табл. 10, рис. 2). Присутствие орбикул — наиболее общий признак пыльников, имеющих секреторный тапетум (Резникова, Виллемсе, 1981; Орел, Голубева, 1982).

Изменения в строении тапетума коррелируют с развитием микроспороцитов, поэтому часто в развитии тапетума выделяют этапы, которые соответствуют стадиям мейоза. Разные авторы отмечают различное число этапов, но обычно их 3: премейотический, от лептонемы — зигонемы до стадии ранних тетрад микроспор, от стадии ранних тетрад до полной дегенерации (Singh, 1978). Род *Larix* является уникальным среди хвойных в северном полушарии, так как у представителей этого рода мейоз в микроспороцитах начинается осенью, зимой приостанавливается и завершается весной следующего года (Eriksson, 1968). Весеннее развитие начинается очень рано, когда среднесуточная температура воздуха едва превысит 0 °С. Весна в Карелии характеризуется крайне неустойчивыми погодными условиями, температура воздуха по ночам часто опускается до —10° и ниже. Понижение температуры может замедлить прохождение отдельных фаз мейоза и даже вызвать хромосомные нарушения в микроспороцитах. Однако и в таких экстремальных условиях, по нашим данным, сохраняется тесная связь между развитием тапетума и микроспороцитов. Дифференциация тапетума заканчивается к началу мейоза, максимальная функциональная активность совпадает с мейозом, дегенерация тапетальных протопластов начинается после распада тетрад микроспор. Какие-либо заметные отклонения в ультраструктуре тапетума лиственницы по сравнению с другими хвойными мы не наблюдали.

В настоящее время считается достоверно установленным, что образование видоспецифичной оболочки пыльцевого зерна контролируется цитоплазмой споры. После освобождения молодых микроспор от каллозной оболочки тетрад происходит лишь обогащение экзины спорополленином, синтезированным в клетках тапетума (Dickinson, 1982). Вероятно, это справедливо и для лиственницы сибирской, однако точный механизм этого процесса нам выявить не

удалось. Включение орбикул в экзину не прослеживалось, хотя в литературе по данному вопросу имеются убедительные свидетельства того, что орбикулы входят в состав экзины у голосеменных (Gullvag, 1966).

В большинстве работ по электронно-микроскопическому изучению тапетума много внимания уделяется механизму образования орбикул. У изученных хвойных проорбикулы обнаружены в цитоплазме клеток тапетума сосны обыкновенной (Willemse, 1971) и сосны Банкса (Dickinson, Bell, 1976а). Невозможно было идентифицировать проорбикулы в протопластах клеток тапетума у подокарпа крупнолистного (Vasil, Aldrich, 1970). У лиственницы сибирской мы также не смогли их идентифицировать.

Пыльцевое гнездо в пыльниках голосеменных окружено мембраной, которая, судя по окрашиванию и сопротивлению ацетолизу, состоит из спорополленина (Pettitt, 1966, цит. по: Dickinson, 1970). Формирование перитапетальной мембраны у голосеменных на примере микроспорангия сосны Банкса подробно изучил H. Dickinson (1970). Наличие перитапетальной мембраны было отмечено также у сосны обыкновенной (Козубов, 1974). По нашим данным, присутствует она и у лиственницы сибирской. Типичной перитапетальной мембраны нет у подокарпа крупнолистного, но на плазмалемме клеток тапетума у этого вида хвойных наблюдалось отложение осмиофильного вещества, вероятно, спорополленина (Vasil, Aldrich, 1970).

Клетки секреторного тапетума сосны обыкновенной на конечных этапах развития микроспорофилла окружены ацетолизоустойчивой оболочкой, ультраструктура которой различна в отдельных ее частях (Орел, Голубева, 1982). Внутренняя тангентальная часть оболочки представлена орбикулами, заключенными в фибриллярную массу. Этот же фибриллярный материал составляет основу радиальных стенок, но уже без орбикул. В наружной тангентальной части оболочки тапетума фибриллярный компонент формируется наряду с гомогенным компонентом. У лиственницы сибирской, по нашим наблюдениям, дезинтеграция клеточных оболочек в тапетальной ткани заканчивается на стадии тетрад микроспор. Остатки оболочки в виде слоя, состоящего из фибриллярной массы, прослеживаются на ранних этапах развития пыльцевых зерен.

Спорополленин или его исходные формы, возможно, не единственное вещество, которое синтезируют и выделяют клетки тапетума, так как развивающимся пыльцевым зернам необходимы многие эргастические вещества. Клетки тапетума не содержат хлоропластов и поэтому не могут играть значительную роль в фотосинтезе. Тапетум получает исходный материал, по-видимому, из других слоев стенки микроспорангия и из осевой части микростробила. Сам синтез и выделение продуктов, необходимых развивающимся микроспорам, полностью протекают в клетках тапетума, на что указывают особенности их ультраструктуры. Одной из таких особенностей ультраструктуры дифференцированных клеток тапетума является наличие большого числа цистерн ГЭР. В настоящее время общепринято, что ГЭР является системой транспорта веществ в клетке. Кроме того, он принимает участие в биосинтезе липидов, а также транспорте и накоплении синтезированных на полисомах белков. Эндоплазматическому ретикулуму в тапетальных клетках приписывают функцию синтеза липидов и каротиноидов, а также спорополленина (Echlin, Godwin, 1968; Risueño e. a., 1969; Dickinson, Bell, 1976а; Резникова, Виллемсе, 1981). Наличие эндоплазматического ретикулума в клетках тапетума лиственницы европейской связывают с синтезом гидролитических ферментов (Mikulska e. a., 1969). Функциональная роль ретикулума, вероятно, может меняться в ходе развития тапетума, но основной ролью его, как это неоднократно уже отмечалось в литературе (Hoefert, 1971; Steer, 1977), должен быть транспорт веществ из митохондрий, пластид и рибосом, переработка их и отложение в системе клеточных мембран, таких как собственно эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, вакуоли и т. д. В процессе старения и дезинтеграции клеток тапетума накопленные продукты высвобождаются в полость спорангия (голокринная секреция) и таким образом становятся доступными для микроспор (Steer, 1977).

На протяжении всего периода существования клеток тапетума в них можно наблюдать везикулы Гольджи, которые часто находятся в непосредственной

близости с плазмалеммой и могут, вероятно, выделяться из протопластов путем экзоцитоза. Природа содержимого этих везикул давно является предметом дискуссии. Некоторые авторы считают, что везикулы содержат материал проорбикул, который остается на плазмалемме и дает начало орбикулам (Echlin, Godwin, 1968). В период, когда происходит замещение первоначальных стенок клеток тапетума новыми, везикулы несут гидролитические ферменты, необходимые для разрушения старых стенок (Vasil, Aldrich, 1970). Есть авторы, которые считают даже, что содержимое везикул участвует в разрушении каллозной оболочки тетрад микроспор (Mepham, Lane, 1969). Существует предположение, что метаболиты, необходимые для роста микроспор, секретируются диктиосомными везикулами (Hoefert, 1971; Steer, 1977).

Интенсивная везикуляция цитоплазмы является одним из последних по времени звеньев в цепи ультраструктурных изменений клеток тапетума. Большинство везикул продуцируется диктиосомами. Роль элементов аппарата Гольджи, так же как ГЭР, по нашему мнению, может изменяться в процессе развития тапетума. Функционирование аппарата Гольджи обычно связывают с синтезом и секрецией полисахаридов. В клетках тапетума микроспорангия лиственницы сибирской активность диктиосом совпадает с максимальным развитием элементов ГЭР. В это время диктиосомы могут, по-видимому, участвовать в образовании и секреции комплексов полисахаридов с белками. На стадии свободных микроспор пузырьками Гольджи в тапетуме, вероятнее всего, секретируются предшественники спорополленина.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. 456 с. — *Козубов Г. М.* Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136 с. — *Орел Л. И., Голубева Е. А.* Ацетолизоустойчивая оболочка тапетальных клеток микроспорофиллов *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 49—54. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с. — *Резникова С. А., Виллемсе М. Т. М.* Формирование спорополлениносодержащих структур в пыльниках лилии. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1155—1165. — *Репродуктивные* структуры голосеменных (сравнительное описание). Л.: Наука, 1982. 104 с. — *Dickinson H. G.* The fine structure of a peritapetal membrane investing the microsporangium of *Pinus banksiana*. — New Phytol., 1970, vol. 69, № 4, p. 1065—1068. — *Dickinson H. G.* The development of pollen. — Rev. Cytol. et Biol. Vég., 1982, vol. 5, N 1, p. 5—19. — *Dickinson H. G., Bell P. R.* Development of the tapetum in *Pinus banksiana* preceding sporogenesis. — Ann. Bot., 1976a, vol. 40, N 165, p. 103—113. — *Dickinson H. G., Bell P. R.* The changes in the tapetum of *Pinus banksiana* accompanying formation and maturation of the pollen. — Ann. Bot. 1976b, vol. 40, N 169, p. 1101—1109. — *Echlin P., Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. I. The development of the tapetum and Ubisch bodies. — J. Cell. Sci., 1968, vol. 3, N 2, p. 161—174. — *Eriksson G.* Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation. — Studia Forest. Suecica, 1968, N 63, p. 1—131.— *Gullvag B. M.* The fine structure of some gymnosperm pollen walls. — Grana Palynol., 1966, vol. 6, N 3, p. 435—475. — *Heslop-Harrison J.* An acetolysis resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae*. — Can. J. Bot., 1969, vol. 47, N 4, p. 541—542. — *Hoefert L. L.* Ultrastructure of the tapetal cell ontogeny in *Beta*. — Protoplasma, 1971, vol. 73, N 3/4, p. 397—406. — *Mepham R., Lane G.* Formation and development of the tapetal periplasmodium in *Tradescantia bracteata*. — Protoplasma, 1969, vol. 68, N 1, p. 175—192. — *Mikulska E., Zolnierowich H., Walek-Czernecka A.* Ultrastructura warstwy wyscielajacej i periplasmodium w pylnikach *Larix decidua* Mill. — Acta Soc. Bot. Polon., 1969, vol. 38, N 2, p. 291—301. — *Pettitt J. M.* A new interpretation of the structure of the megaspore membrane in some gymnospermous ovules. — J. Linn. Soc. (Bot.), 1966, vol. 59, p. 253—263. — *Risueño M. C., Gimenéz-Martin G., López-Sáez J., Garsia M. I. R.* Origin and development of sporopollenin bodies. — Protoplasma, 1969, vol. 67, N 3, p. 361—374. — *Singh H.* Embryology of gymnosperms. Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1978. 302 p. — *Steer M. W.* Differentiation of the tapetum in *Avena*. II. The endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. — J. Cell Sci., 1977, vol. 28, N 1, p. 71—86. — *Vasil I. K.* The ultrastructure of pollen development in gymnosperms. — Bul. Soc. Bot. France, 1978, vol. 125, N 1—2, p. 115—120. — *Vasil I. K., Aldrich H. C.* A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. — Protoplasma, 1970, vol. 71, N 1, p. 1—37. — *Willemse M.* Morphological changes in the tapetal cell during microsporogenesis of *Pinus sylvestris* L. — Acta Bot. Neerl., 1971, vol. 20, N 6, p. 611—623.

Институт леса Карельский филиал АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 16 II 1981.

УДК 581.543 (571.511) Бот. журн., т. 69, № 3

В. А. Демьянов, Г. С. Малышева

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ЛЕСНОГО МАССИВА «АРЫ-МАС» (ТАЙМЫР)

V. A. DEMYANOV, G. S. MALYSHEVA. SEASONAL DEVELOPMENT OF THE PLANTS IN SOME PLANT ASSOCIATIONS FROM THE FOREST «ARY-MAS» (TAIMYR)

Проведен анализ сезонного развития растений нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой тундры, лиственничного редколесья и пойменной ивняковой злаково-разнотравной группировки лесного массива «Ары-Мас» на Таймыре. Показано, что вегетационный период в этих условиях длится 2—2.5 месяца. В редколесьях и рединах наблюдается некоторая разница в развитии растений, обусловленная влиянием древесного яруса. Под кронами деревьев отмечается отставание в наступлении всех фаз вегетативного и генеративного циклов развития растений. Это отставание особенно четко фиксируется в начальный период вегетации и приводит к разнице в 10—15 дней.

Сезонное развитие растений п-ова Таймыр изучали многие исследователи. Отдельные сведения по фенологии растений имеются в работах А. Ф. Миддендорфа (1867) и Н. С. Федорова (1929). Результаты более детальных фенологических наблюдений за ростом и развитием растений Таймыра приводятся в работах Б. А. Тихомирова (1956а, б), И. Г. Серебрякова (1963), Н. Г. Москаленко (1966а, б), Е. А. Ходачек (1969, 1973, 1974), Г. С. Малышевой (1974), Н. М. Деевой (1976а, б, 1980), Т. Г. Полозовой и Н. М. Деевой (1978).

В 1972 и 1974 гг.[1] мы проводили наблюдения за развитием некоторых растительных группировок самого северного в мире лесного массива в урочище «Ары-Мас» на Таймыре, которое отделено от прихатангских редколесий полосой тундр шириной 30—40 км. В урочище представлены все основные типы растительного покрова, характерные для южного Таймыра: лиственничные редколесья и редины, нанополигональные морозно-трещиноватые пятнистые тундры и валиково-полигональные болота.[2]

Сезонное развитие растений изучали по методике, разработанной Серебряковым (1947, 1954), на постоянных площадках размером 1×1 м, заложенных методом случайной выборки в 10-кратной повторности. Объектами исследований были нанополигональная морозно-трещиноватая пятнистая тундра, лиственничное редколесье и пойменная ивняковая злаково-разнотравная группировка. Описание растительного покрова участков, выбранных для фенологических наблюдений, а также данные по термическому режиму этих участков и по динамике сезонного оттаивания почв приведены в наших работах (Демьянов, 1980, 1983), сведения по условиям снегонакопления — в работе Н. В. Ловелиуса (1978). Фенологические наблюдения с учетом особенностей прохождения фаз развития у разных жизненных форм растений проводили с интервалом в 2—3 дня. Через каждые 5 дней у травянистых растений отмечали высоту, число листьев на побеге и степень его сформированности. При этом каждый раз обращали внимание на положение и характер подсыхающих листьев. При наблюдениях описывали физиономичность сообщества, которая проявляется в общих и частных аспектах; отмечали высоту травостоя; визуально регистрировали процентное соотношение особей каждого вида, проходивших генеративный или вегетативный цикл развития и находившихся в различных фенофазах. Результаты наблюдений представлены в форме кривых вегетации, цветения и плодоношения (рис. 1—3).

П е р в ы й участок был заложен в нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой кассиопово-осоковой гилокомиево-томентгипновой тундре

---

[1] В 1972 г. фенологические наблюдения проводила Г. С. Малышева, которая изучала сезонное развитие большинства видов характеризуемых растительных группировок. В 1974 г. В. А. Демьянов исследовал по данному вопросу только некоторые виды-доминанты этих группировок.

[2] Описание растительного покрова лесного массива «Ары-Мас» дано в работе Б. Н. Норина (1978).

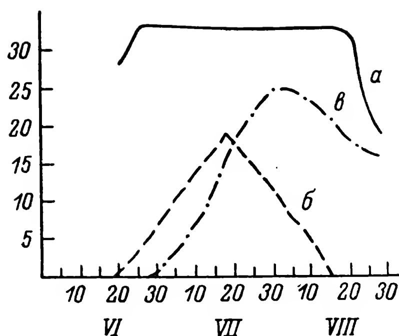


Рис. 1. Кривые вегетации (*а*), цветения (*б*) и плодоношения (*в*) растений нанополигональной морозно-трещинноватой пятнистой тундры.

Здесь и на рис. 2 и 3 *по оси абсцисс* — даты наблюдений; *по оси ординат* — число видов растений, проходящих ту или иную фазу развития.

в верхней части склона IV надпойменной террасы р. Новой. Вследствие сильного проявления криогенных процессов, обусловливающих морозную трещинноватость и пятнообразование, рельеф здесь нанополигональный, характеризующийся чередованием бугорков (до 1—2 м в диам., 20—30 см выс.) с выраженными пятнами голого грунта, валиками и трещинами (шириной 10—40 см, глубиной 15—20 см), иногда заполненными линзами льда. Растительный покров этой группировки нанополигональный. Он разделяется на растительность пятен, валиков и трещин. Кустарниковый ярус (сомкнутость 0.2, высота 10—25 см) сформирован ивами (*Salix pulchra*, *S. glauca*, *S. arctica*, *S. reptans*) и *Betula exilis*.[3] Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0.6, высота 2—15 см) сложен в основном синузиями трех видов: *Carex arctisibirica*, *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*. Лишайниково-моховой покров (покрытие 80%) сформирован мхами: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*,[4] *Ptilidium ciliare*, *Tomenthypnum nitens*.

В данной растительной группировке вегетация начинается сразу после схода снежного покрова, что объясняется присутствием здесь вечнозеленых и летне-зимнезеленых растений, которые перезимовывают с зелеными листьями. Возобновление вегетации у этих групп видов определялось по следующим признакам. В случае, если перезимовавшие части растений, только что вышедшие из-под снега, не отмирают, а восстанавливая тургор, начинают отрастать и цвести, можно считать их возобновившими вегетацию.

Так, у всех видов родов *Carex* и *Luzula* вегетация начинается с цветения и продолжения роста перезимовавших побегов. Немного позже развиваются новые генерации листьев. У *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona* и *Vaccinium minus* вегетация начинается не с развития новых листьев, а с изменения окраски перезимовавших листьев. Обычно она меняется в момент окончательного схода снежного покрова от серовато-буро-зеленой до темно-зеленой.

Таким образом, первыми растениями, возобновляющими вегетацию (15—20 VI) в тундре, являются вечнозеленые (*Cassiope tetragona*, *Vaccinium minus*) и летне-зимнезеленые (*Carex arctisibirica*, *C. fuscidula*, *C. misandra*, *Juncus*

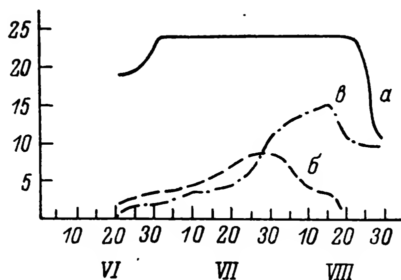


Рис. 2. Кривые вегетации, цветения и плодоношения растений лиственничного редколесья.

Обозначения кривых те же, что на рис. 1.

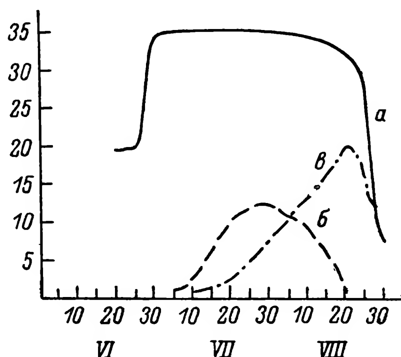


Рис. 3. Кривые вегетации, цветения и плодоношения растений пойменной ивняковой злаково-разнотравной группировки.

Обозначения кривых те же, что на рис. 1.

[3] Латинские названия растений приводятся по книге С. К. Черепанова (1981).
[4] Далее именуется как *Hylocomium splendens*.

biglumis, *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Eriophorum vaginatum*, *Dryas punctata*, *Tofieldia coccinea*, *Festuca vivipara*, *Saxifraga spinulosa*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *M. verna*) растения.

Через несколько дней (21—23 VI) начинается вегетация у собственно летнезеленых растений. Первыми растениями, у которых открываются почки и образуются проростки, являются *Poa alpigena*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum viviparum*, *Endocellion sibiricum* и некоторые другие виды. У кустарников в это же время видны крупные, набухшие, готовые распуститься почки. В середине третьей декады июня (примерно к 25—26 VI) вегетируют все виды, за исключением *Astragalus umbellatus*. В конце июня (примерно 30 VI) начинается процесс побегообразования у травянистых растений, а у кустарников — распускание почек.

Первыми (24—25 VI) зацветают *Endocellion sibiricum*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*; эти растения не дают красочных аспектов. В июле (10—15 VII) зацветает большинство видов (рис. 1, *б*), но они также не дают частных аспектов, за исключением *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*.

Следует отметить, что общий аспект тундры в течение всего периода вегетации меняется мало. Период цветения у большинства видов растений непродолжителен. Максимум цветущих видов приходится на вторую декаду июля (15—20 VII) (рис. 1, *б*). В этот период происходит интенсивный рост большинства видов растений.

В конце июля (25—30 VII) наблюдаются некоторые изменения: идет спад скорости ростовых процессов, цветущих видов становится меньше (рис. 1, *б*). Конец июля — период плодоношения (рис. 1, *в*). В этот период увеличивается увядающая и засыхающая поверхность перезимовавших частей растений (у *Carex arctisibirica*, *C. misandra*, *Juncus biglumis*, *Tofieldia coccinea* и др.), у многих видов формируются почки возобновления (*Salix pulchra*, *S. reptans*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum* и др.). Тогда же (25—30 VII) зацветают *Poa alpigena* и *Arctagrostis latifolia*. У живородящих форм — *Polygonum viviparum* и *Festuca vivipara* — в соцветиях прорастают клубеньки и затем опадают. У ряда видов (*Eriophorum vaginatum*, *Dryas punctata*, *Juncus biglumis*, *Salix pulchra*, *Endocellion sibiricum*, *Neuroloma asperrimum* и др.) начинается обсеменение. Первыми (5—7 VIII) расцвечиваются листья у *Betula exilis* и *Salix reptans*, а к концу первой декады августа (8—10 VIII) осенняя раскраска листьев заметна уже у большинства растений. Одновременно идет частичное подсыхание кончиков листьев весенней генерации у летне-зимнезеленых растений. Остаются зелеными лишь вечнозеленые растения и побеги (с едва заметными признаками увядания) летне-зимнезеленых растений. К числу интересных явлений в жизни тундры в этот период следует отнести отмеченное в годы наблюдений повторное цветение *Cassiope tetragona* (13—15 VIII). К концу августа (25—27 VIII) у всех растений тундровой группировки заканчивается плодоношение. Процесс обсеменения растянут во времени, до конца он не завершается из-за выпадения снега. Так заканчивается вегетация у растений нанополигональной морозно-трещинноватой пятнистой тундры.

В т о р о й участок был выбран в багульниковом осоково-кассиоповом аулякомиево-птилидиевом лиственничном редколесье. Нанорельеф здесь слабо выраженный мелкобугорковатый: бугорки плоские, высотой 10—20 см, 0.8—2.0 м в диам., с кочковатой поверхностью. Сомкнутость древесного яруса 0.2. Высота деревьев 4—7 м, диаметр стволов — 10—14 см. Подрост лиственницы малочислен, но хорошего состояния. Кустарниковый ярус развит слабо. Сомкнутость его не превышает 0.3, высота — 15—35 см. Ярус сформирован *Ledum decumbens* с примесью ив (*Salix pulchra*, *S. reptans*, *S. glauca*, *S. hastata*). Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0.4, высота 2—10 см) слагается из синузий *Carex arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*. Лишайниково-моховой покров сплошной (покрытие 95%), в нем преобладают *Ptilidium ciliare* и *Aulacomnium turgidum*.

В этой растительной группировке в середине июня (15—17 VI) на освободившихся от снега вершинах бугорков-нанповышений наблюдается возобновление вегетации: происходят размораживание и восстановление тургора у вечнозеленых и летне-зимнезеленых растений. Эти процессы у *Ledum decum-*

bens, *Carex arctisibirica*, *Pyrola grandiflora*, *Orthilia obtusata*, *Luzula nivalis*, *L. confusa* и других видов идут сравнительно быстро, в течение 5—7 дней. К концу июня (27—28 VI) полностью изменяется окраска перезимовавших листьев от серовато-буро-зеленой до темно-зеленой. После оттаивания у ряда летне-зимнезеленых растений (*Carex arctisibirica*, *Luzula confusa*, *L. nivalis* и др.) начинается отрастание перезимовавших листьев.

В данной растительной группировке по сравнению с нанополигональной морозно-трещиноватой пятнистой тундрой вечнозеленых растений больше; это *Ledum decumbens*, *Pyrola grandiflora*, *Cassiope tetragona*, *Orthilia obtusata*, *Equisetum scirpoides*. Летне-зимнезеленый тип ритмики развития характерен для *Carex arctisibirica*, *C. fuscidula*, *Dryas punctata*, *Saxifraga punctata*, *Eriophorum vaginatum*, *Luzula nivalis* и др. Однако господствующим типом ритмики развития растений в лиственничном редколесье (так же как и в нанополигональной морозно-трещинноватой пятнистой тундре) является летнезеленый. По этому типу развиваются растения разных жизненных форм: деревья — *Larix gmelinii*; кустарники — *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Ledum decumbens*; кустарнички — *Vaccinium uliginosum*; травы — *Arctagrostis latifolia*, *Pedicularis lapponica*, *P. capitata*, *Poa alpigena* и другие виды. В отличие от вечнозеленых и летне-зимнезеленых растений у летнезеленых вегетация начинается с распускания вегетативных или генеративных почек (у деревьев, кустарников и кустарничков), у травянистых растений начало вегетации характеризуется листораспусканием.

Первыми начинают вегетировать *Larix gmelinii*, *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Polygonum viviparum*, а также виды рода *Pedicularis*. Раньше других (23—25 VI) зацветают *Eriophorum vaginatum* и *Salix pulchra*. Практически ни один вид (за исключением *Cassiope tetragona* и *Ledum decumbens*) в данной растительной группировке не дает красочного аспекта. *Cassiope tetragona* зацветает 9—10 VII. Цветет этот вид довольно продолжительное время — 10—15 дней. В период его массового цветения зацветает багульник.

В лиственничном редколесье растения зацветают постепенно, что находит свое отражение в плавном ходе кривой цветения (рис. 2, *б*). Последними (25—28 VII) здесь зацветают *Vaccinium minus*, *Poa alpigena* и *Arctagrostis latifolia*.

На смену начальному периоду вегетации приходит период интенсивного листо- и побегообразования у растений всех ярусов. К концу июля (29—30 VII) рост у большинства видов замедляется, формируются почки возобновления, плодоносящих видов становится больше (рис. 2, *в*). В конце первой декады августа (9—10 VIII) начинают появляться первые признаки увядания и отмирания перезимовавших частей растений, что указывает на переход растений этой группировки в неактивное состояние. В это время завершаются ростовые процессы и плодоношение у некоторых видов, а у особей отдельных видов уже рассеиваются семена. Наиболее отчетливым признаком перехода растений лиственничного редколесья в неактивное состояние является отмирание хвои у лиственницы и листьев у других летнезеленых растений. Раньше всего (9—10 VIII) это наблюдается у *Larix gmelinii* и *Salix reptans*. Завершается вегетационный период в лиственничном редколесье в конце августа (рис. 2, *а*). В отличие от ранее описанной растительной группировки для лиственничного редколесья характерны некоторые различия в развитии отдельных видов, обусловленные разницей в экологических условиях (температура приземного слоя воздуха и верхних горизонтов почвы, глубина сезонного оттаивания многолетней мерзлоты) их микрообитаний (Малышева, 1974). В частности, отмечено отставание в наступлении всех фаз вегетативного и генеративного циклов развития растений, находящихся под кронами лиственниц, по сравнению с теми, которые растут в межкроновых пространствах. Это отставание особенно четко фиксируется в начальный период вегетации и приводит к разнице в 10—15 дней. В дальнейшем отмеченные различия в ходе роста и развития растений этих микрообитаний сглаживаются и вегетация их заканчивается примерно в одинаковые сроки. Подобные явления в жизни растений имеют место не только в редколесьях, но и в рединах. Под кронами деревьев растения угнетены и у них часто полностью подавлен генеративный цикл развития, причем прохождение всех фаз вегетативного и генеративного циклов заметно

ускоряется по мере удаления от деревьев (особенно за пределами их фитогенных полей).

Третий участок был выбран в злаково-разнотравной группировке с хорошо развитым кустарниковым ярусом из ив (*Salix lanata*, *S. glauca*, *S. reptans*, *S. pulchra*) в пойме р. Новой. Сомкнутость яруса здесь местами достигает 1.0 при высоте от 0.5 до 2.0 м. В местах, где кустарниковый ярус разрежен, развивается травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0.2—0.3, высота 10—35 см), который слагают в основном бобовые (*Astragalus umbellatus*, *A. subpolaris*, *Hedysarum arcticum* и др.) и злаки (*Festuca brachyphylla*, *F. kirilowii*, *Hierochloë alpina*, *Bromus pseudodanthoniae*, *Poa arctica* и др.). Лишайниково-моховой покров имеет высокое проективное покрытие (80—90%), но небольшую мощность (2—4 см). Местами он полностью скрыт слоем наилка, поэтому кажется, что ярус в данном месте отсутствует. В нем обычно доминируют *Drepanocladus uncinatus*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*.

Данная растительная группировка во время паводка затопляется водой, что значительно задерживает (до 27—30 VI) начало вегетации.

Ритмологический состав пойменной группировки несколько отличается от такового вышеописанных растительных группировок. Вечнозеленый тип развития здесь свойствен всего двум видам — это *Pyrola grandiflora* и *Othilia obtusata*. Более представительна группа растений с летне-зимнезеленым типом развития (*Carex concolor*, *Luzula nivalis*, *Dryas punctata*, *Saxifraga hieracifolia* и др.). Господствующим здесь является летнезеленый тип ритмики (*Trollius sibiricus*, *Lagotis minor*, *Ranunculus borealis*, *Astragalus umbellatus*, *Hedysarum arcticum*, *Valeriana capitata* и др.).

Вегетация первоначально отмечается у летнезеленых растений. У них после освобождения поймы из-под воды начинают развиваться надземные органы. У большинства видов параллельно с развитием вегетативных органов отрастают генеративные побеги. Возобновление вегетации у вечнозеленых и летне-зимнезеленых растений несколько затягивается и происходит постепенно вплоть до начала распускания листьев новой генерации.

У ив наблюдается значительный диапазон колебаний в наступлении начальных фаз вегетации. Первой (9—12 VII) зацветает *Salix lanata*, которая дает своеобразный аспект. Однако пыление этой ивы очень непродолжительно и уже через 3—4 дня сережки ее повисают. Из травянистых растений первым зацветает (13—15 VII) *Dryas punctata*, но красочного аспекта он не образует. Наибольшее число цветущих видов в пойме отмечено в последнюю декаду июля и первую декаду августа (рис. 3, *б*). У многих видов рост продолжается до их завядания.

Так же, как и в тундре, в пойменной группировке встречаются вивипарные виды (*Polygonum viviparum* и *Festuca vivipara*), у которых во второй декаде августа (10—20 VIII) происходит опадение клубеньков. Начавшиеся в первой декаде августа процессы завядания и отмирания растительности к середине месяца усиливаются.

Таким образом, вегетационный период в различных растительных группировках лесного массива «Ары-Мас» отличается непродолжительностью (2—2.5 месяца). Рост у некоторых видов наблюдается в течение всего периода вегетации.

Сравнение трех растительных группировок лесного массива «Ары-Мас» по сезонному развитию растений обнаруживает некоторые различия между ними и своеобразие каждой из них. Господствующим типом ритмики растений охарактеризованных растительных группировок является летнезеленый, соответствующий климаторитмике этих широт.

ЛИТЕРАТУРА

Деева Н. М. Некоторые особенности адаптации сезонного развития растений в растительных сообществах Западного Таймыра. — В кн.: Тез. докл. VII симп. «Биологические проблемы Севера». Петрозаводск: Наука, 1976а, с. 82—84. — *Деева Н. М.* Фенологическая характеристика растительных сообществ Западного Таймыра. — Бот. журн., 1976б, т. 61, № 9, с. 1204—1215. — *Деева Н. М.* Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской

тундры. Л.: Наука, 1980, с. 59—96. — *Демьянов В. А.* Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 926—937. — *Демьянов В. А.* Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на режимы экологических факторов в редколесьях и рединах лесного массива «Ары-Мас» на Таймыре. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 618—625. — *Ловелиус Н. В.* Снежный покров и мерзлота. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978, с. 21—30. — *Малышева Г. С.* Ритмы сезонного развития растений лиственничного редколесья в лесном массиве Ары-Мас (Таймыр). — В кн.: Тез. докл. VI симп. «Биологические проблемы Севера», т. 3. Якутск: Наука, 1974, с. 195—199. — *Миддендорф А. Ф.* Путешествие на север и восток Сибири. Т. 1, ч. 4. Растительность Сибири. СПб., 1867, с. 491—758. — *Москаленко Н. Г.* О кривых цветения некоторых тундровых фитоценозов окрестностей г. Норильска. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1966а, т. 71, № 6, с. 128—135. — *Москаленко Н. Г.* Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири. По материалам района Норильска: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. М., 1966б. 20 с. — *Норин Б. Н.* Растительный покров центральной части урочища. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л: Наука, 1978, с. 133—162. — *Полозова Т. Г., Деева Н. М.* Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 144—165. — *Серебряков И. Г.* О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. — Вестн. МГУ, 1947, 6, с. 75—108. — *Серебряков И. Г.* Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. — Учен. зап. МГПИ, 1954, т. 37, № 2, с. 21—89. — *Серебряков И. Г.* Некоторые данные о ритме сезонного развития растений долины р. Пясины в ее нижнем течении. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, № 2, с. 77—90. — *Тихомиров Б. А.* Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956а, с. 537—557. — *Тихомиров Б. А.* Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности. — В кн.: Снег и талые воды. М.: Изд-во АН СССР, 1956б, с. 206—239. — *Федоров Н. С.* Весна, лето и осень в Хатангской тундре. — Изв. Среднесиб. гос. геогр. общ. (Красноярск), 1929, т. 3, № 4, с. 32—48. — *Ходачек Е. А.* Цветение и плодоношение арктических растений на Западном Таймыре. — В кн.: Вопросы антэкологии: Матер. к симпозиуму по антэкологии, 26—30 мая 1969. Пермь: Наука, 1969, с. 60—62. — *Ходачек Е. А.* К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, т. 2. Л.: Наука, 1973, с. 83—106. — *Ходачек Е. А.* Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л., 1974. 24 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981, 510 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 II 1983.

УДК 581.454 : 581.522.5

Бот. журн., т. 69, № 3

В. Н. Исаков, Л. И. Висковатова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЛКОВАНИЯ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОМУ ПРОФИЛЮ г. РИГИ

V. N. ISAKOV, L. I. VISKOVATOVA. VARIABILITY OF LEAF VENATION IN SOME TREES ALONG THE ECOLOGICAL PROFILE OF THE RIGA CITY

Описан метод приготовления постоянных препаратов жилкования листьев древесных растений для их анализа с помощью телевизионного анализатора и ЭВМ. Он разработан на основе традиционного метода для визуальных наблюдений, но с изменением способа окраски (генцианвиолет в смеси с сафранином, при условии предварительной обработки разбавленной серной кислотой). В результате применения этого метода при исследовании изменчивости жилкования листьев древесных растений под влиянием комплекса городских условий установлено, что у *Tilia cordata* и *Acer platanoides* изменения имеют адаптационный характер, выражающийся в некотором увеличении плотности жилкования листьев. У *Quercus robur* плотность жилкования уменьшается, что коррелирует со снижением его жизнеспособности.

Как уже отмечалось в нашей предыдущей работе по исследованию жилкования листа древесных растений с использованием телевизионного анализатора (ТА) (Исаков, Фролов, 1980), основными преимуществами этого метода являются быстродействие и возможность получения статистически на-

дежных данных. В результате проведения исследований мы выяснили, что использование ТА для получения количественных характеристик жилкования листьев предъявляет дополнительные требования к качеству анализируемого материала.

Временные препараты, используемые в приведенной выше работе, оказались пригодными для количественной характеристики жилкования, однако имели ряд существенных недостатков: 1) наличие остатков мезофилла, создающих помехи для измерений и снижающих точность получаемых результатов; 2) недостаточно высокий уровень контрастности между жилками и фоном; 3) невозможность проведения повторных измерений тех же препаратов. Изучение литературных источников, посвященных выделению жилок листьев (Слепян, Кишковский, 1960; Полякова, 1961; Mouton, 1972; Dilcher, 1974; Christophel, Blackburn, 1975; Анели, 1976, и др.), показало, что наиболее рациональным и часто употребляемым является метод одновременного просветления и окрашивания листьев с последовательным использованием следующих реагентов: 10%-ный раствор щелочи, жавелевая вода, серия спиртов возрастающей концентрации, спиртовой раствор сафранина, ксилол, канадский бальзам (Dilcher, 1974). Опыт применения этого метода показал, что он вполне пригоден для визуальных наблюдений и фотографирования, но не позволяет устранить некоторые из вышеприведенных недостатков при измерениях жилкования с помощью ТА. По данным И. Я. Пориете и М. П. Рошонок (1975), для обеспечения четкого изображения изучаемых структур при исследовании микропрепаратов с использованием ТА необходимо их специальное окрашивание, обеспечивающее соответствие между спектральной характеристикой видикона, примененного в разработанной аппаратуре, и спектральной характеристикой красителей. Это может быть достигнуто при замене традиционно используемого для окрашивания жилкования листа сафранина, дающего красную окраску, другим красителем, обеспечивающим сдвиг окраски в синюю часть спектра, что в большей степени соответствует спектральной чувствительности видикона ТА. Из общеизвестных и доступных красителей таким свойством обладает генцианвиолет, однако он интенсивно окрашивает вместе с жилками и прозрачные крахмальные зерна, содержащиеся в тканях листа, что приводит к общему потемнению фона. Кроме того, этот краситель при промывании препарата спиртом почти одинаково вымывается как из эпидермы листа, так и из его жилок. Для устранения этих недостатков целесообразно проводить предварительную обработку препаратов разбавленной серной кислотой (1 : 4), растворяющей крахмальные зерна, а для повышения интенсивности окрашивания жилок по сравнению с эпидермой листа использовать генцианвиолет в смеси с сафранином. Как показал опыт работы, использование генцианвиолета при таких условиях позволяет получать препараты жилкования листа, удовлетворяющие вышеперечисленным требованиям.

Методика измерений в основном та же, что и примененная ранее (Исаков, Фролов, 1980), только до начала работы была проведена прямая стыковка микроскопа МБИ-13 с телевизионной камерой, а телевизионного анализатора — с ЭВМ, что позволило передать вычислительной машине необходимые промежуточные расчеты (перевод из импульсов в миллиметры) и обеспечило возможность программного измерения параметров, характеризующих плотность жилкования листа. На рис. 1 показан общий вид аппаратуры в процессе выполнения работы по измерению показателей плотности жилкования листа. Эта работа осуществляется следующим образом: просветленный препарат листа (или его фрагмента) помещается на предметный столик микроскопа (МБИ-13), состыкованного с телевизионной камерой (ТВК); оператор производит фокусировку и обращается к программе, предназначенной для управления измерением и записанной в памяти ЭВМ Д3-28; после получения исходных данных и их преобразований ЭВМ Д3-28 передает результаты измерений другой ЭВМ (СМ-1), которая формирует определенные файлы и проводит их обработку по соответствующим программам. В задачу оператора входят выбор необходимого увеличения и определение оптимального набора параметров. Увеличение должно быть таким, чтобы на экране видеоконтрольного устройства (ВКУ) были хорошо видны жилки всех порядков, вплоть до конечных разветвлений (рис. 2).



Рис. 1. Общий вид аппаратуры для измерения показателей плотности жилкования листа.

ТВК МБИ-13 — телевизионная камера, состыкованная с микроскопом МБИ-13; *ВКУ* — видеоконтрольное устройство; *ТА* — телевизионный анализатор; *Д3-28* — ЭВМ, управляющая измерением; *СМ*-1 — ЭВМ, обрабатывающая результаты измерений.

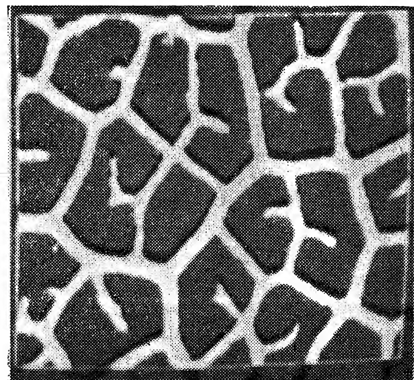


Рис. 2. Изображение жилок листа на экране ВКУ.

Индицируется измеряемая площадь жилок; одновременно с площадью измеряются периметр жилок и размеры участка листа, ограниченного рамкой электронного визира.

Объектами исследования были липа мелколистная *Tilia cordata* Mill., дуб черешчатый *Quercus robur* L., клен остролистный *Acer platanoides* L., широко используемые в насаждениях г. Риги. Изучали листья растений двух зон, различающихся интенсивностью антропогенного влияния: I — растения насаждений, расположенных вблизи промышленных предприятий; II — растения дендрологических парков пригородных районов. Методика сбора материала изложена ранее (Исаков, Фролов, 1980), изменение состояло в том, что в данной работе мы использовали только теневые листья как более чувствительные к загрязнению среды. Объем каждой выборки составил около 100 листьев, общий объем собранного материала — 600 гербарных образцов. Однако то обстоятельство, что приготовление препаратов жилкования листа требует значительных затрат времени и связано с определенными трудностями, привело к необходимости поиска путей минимизации объема исследуемого материала. С этой целью весь собранный материал был подвергнут анализу на основе использования параметров формы листа по методике, изложенной в одной из ранее опубликованных нами работ (Исаков, 1980). Для листьев всех видов измерены параметры размеров (площадь, длина и ширина) и наиболее общие параметры формы (P_1 — показатель сложности листа, выражаемый как отношение квадрата периметра листа к его площади, и P_6 — показатель удлиненности, выражаемый отношением длины к ширине); после завершения измерений из каждой выборки выделено по 10 листьев, для которых значения параметров размеров и формы листа наиболее близки к их средним арифметическим значениям в выборке. Из этих листьев изготовлены препараты жилок.

Средние статистические значения всех измеренных параметров и значения критерия Стьюдента t, отражающие достоверность разницы между экологическими зонами г. Риги, приведены в таблице.

Как видно из таблицы, существенная разница по выделенным градациям экологического профиля города в основном отражается значениями показателей плотности жилкования, а не размеров и формы листьев, причем исследуемые древесные породы обнаруживают разные тенденции изменения этих показателей (рис. 3, *А*, *Б*). У *Tilia cordata* при увеличении антропогенного влияния обнаруживается существенное увеличение площади и длины жилок на единицу поверхности листа, что связано с увеличением значений показателя сложности листьев при сохранении приблизительно одинаковых их размеров (площадь, длина, ширина). Следовательно, основная тенденция изменения жилкования листьев у этого вида выражается в удлинении жилок, которое

Сравнение средних арифметических значений показателей плотности жилкования, размеров и формы листьев

Зона города	Показатель	Плотность жилкования			Размеры и форма листа				
		S_g, мм²	L_g, мм	d, мкм	S, см²	X, см	Y, см	P_1	P_6
					Tilia cordata				
I	$\bar{x}$	25.4	808	3.2	49.3	8.0	9.3	2.36	1.16
	s	1.71	96.0	0.48	20.32	1.61	1.59	0.042	0.027
II	$\bar{x}$	29.4	1008	3.0	51.7	8.1	9.6	2.50	1.17
	s	3.64	190.8	0.82	25.19	1.79	2.90	0.132	0.068
	t	<u>3.16</u>	<u>33.05</u>	0.43	0.23	0.14	0.26	<u>5.96</u>	0.18
					Quercus robur				
I	$\bar{x}$	25.7	856	3.0	44.8	5.8	9.8	2.68	1.78
	s	1.94	75.2	0.43	24.37	2.71	4.39	0.480	0.316
II	$\bar{x}$	11.6	456	2.5	51.0	6.5	11.2	2.51	1.73
	s	1.56	41.2	0.25	25.44	2.20	3.41	0.219	0.509
	t	<u>17.90</u>	<u>14.80</u>	<u>3.37</u>	0.55	0.62	0.78	0.90	0.30
					Acer platanoides				
I	$\bar{x}$	16.9	728	2.3	129.0	16.1	14.1	2.92	0.87
	s	1.50	82.4	0.24	5.02	2.01	2.50	0.099	0.221
II	$\bar{x}$	18.5	684	2.7	126.6	14.9	13.2	2.96	0.90
	s	1.70	62.4	0.22	5.87	2.30	2.01	0.067	0.329
	t	<u>2.32</u>	1.31	<u>3.41</u>	0.10	1.29	0.83	0.33	0.87

Примечание. S_g — площадь жилок на 1 см²; L_g — длина жилок на 1 см²; d — средняя толщина жилок последних порядков — S_g/L_g; S — площадь, X — ширина, Y — длина листа; $\bar{x}$ — средние арифметические значения параметров; s — стандартные отклонения; t — эмпирические значения критерия Стьюдента при $t_{0.05} = 2.26$; подчеркнуты существенные значения этого критерия.

может происходить за счет увеличения разветвлений жилок последних порядков (рис. 3, *Б*). Это приводит к появлению различных нарушений в листе (лопастновидные зубцы, искривления главной жилки), что отражается возрастающими значениями показателя сложности.

По сравнению с *Tilia cordata* у *Quercus robur* проявляется противоположная тенденция в изменении жилкования листьев: значения всех показателей плотности жилкования явно уменьшаются при повышении интенсивности антропогенного воздействия, что говорит о снижении фотосинтетической деятельности листьев. Если учесть, что в практике часты случаи гибели растений этого вида в районах с интенсивной антропогенной деятельностью, можно предположить, что установленный характер изменения листьев свидетельствует о понижении их жизнеспособности.

Жилкование листьев у *Acer platanoides* в наименьшей степени отражает воздействие факторов антропогенной деятельности. Изменение его плотности выражается лишь в некотором увеличении площади и толщины жилок при сохранении их одинаковой длины на единицу поверхности листа (изменения длины жилок несущественны), т. е. жилки листьев этого вида утолщаются (рис. 3, *Б*).

Таким образом, можно заключить, что исследуемые древесные породы при повышенном воздействии антропогенных факторов обнаруживают две противоположные тенденции в изменении плотности жилкования листа: *Tilia cordata* и *Acer platanoides* — некоторое увеличение плотности жилок на единицу поверхности листа; *Quercus robur* — явное уменьшение плотности жилкования, в особенности длины жилок на единицу поверхности листа. Если принять за

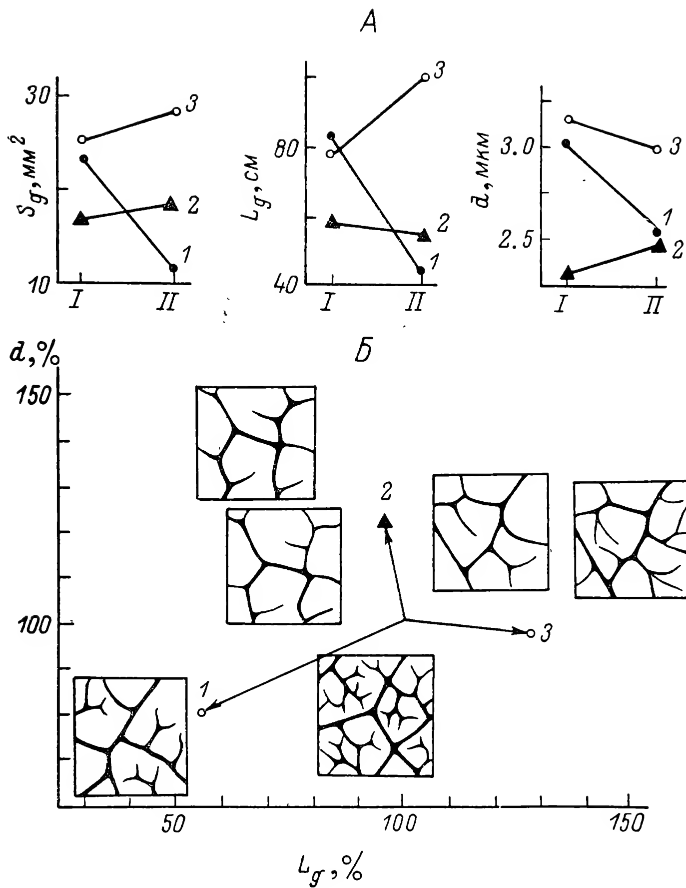


Рис. 3. Сравнение значений показателей плотности жилкования листьев двух экологических зон города (*А*) и схема, иллюстрирующая направления изменения плотности жилкования при возрастании антропогенного влияния (*Б*).

А — значения параметров соответствуют таблице; *Б* — значения показателей плотности жилкования листьев, собранных в промышленных районах, выражены в процентах от значений соответствующих показателей для листьев пригородной зоны. *1* — *Quercus robur*, *2* — *Acer platanoides*, *3* — *Tilia cordata*.

основу гипотезу Б. А. Келлера (1951) о том, что увеличение плотности жилкования является признаком, способствующим лучшему использованию благоприятного периода для роста растения, можно считать, что установленные тенденции изменения жилкования листьев *Tilia cordata* и *Acer platanoides* являются адаптационными по отношению к возрастающему антропогенному воздействию, а изменения жилкования листьев *Quercus robur* свидетельствуют о неспособности растений данного вида адаптироваться к этим условиям.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Д. Н. Химический способ проявления микрожилок некоторых растений. — В кн.: Тр. Инст. фармакохимии АН ГССР, сер. 1, вып. 13. Тбилиси, 1976, с. 217—230. — *Исаков В. Н.* Автоматический выбор параметров при описании формы листьев древесных растений. Деп. в ВИНИТИ, № 4353-80 Деп. от 13 октября 1980 г. — *Исаков В. Н., Фролов А. К.* Опыт применения телевизионного анализатора для количественной характеристики жилкования листьев. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 887—892. — *Келлер Б. А.* Избранные сочинения. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 496 с. — *Полякова А. И.* Отпечатки листьев на бумаге. — Природа, 1961, № 11, с. 115. — *Пориете И. Я., Рошонок М. П.* Приготовление и окраска цитологических препаратов для исследования в автоматизированном устройстве. — В кн.: Автоматизация анализа цитологических препаратов. Рига: Зинатне, 1975, с. 128—132. — *Слепян Э. И., Кишковский А. Н.* Рентгенографический метод изучения морфологии листьев и перспективы его применения. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 5, с. 695—703. — *Christophel D. C., Blackburn D. T.* A new procedure for mounting cleared leaves using polyester resin. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1975, vol. 99, N 2, p. 55—58. — *Dilcher D. L.* Approaches

to the identification of angiosperm leaf remains. — Bot. Rev., 1974, vol. 40, N 1, p. 54—57. — *Mouton J. A.* Une nouvelle méthode d'isolement des feuilles d'arbres. — Bul. Soc. Bot. France, 1972, t. 119, N 9, p. 581—590.

Ботанический сад АН Латв. ССР,
Саласпилс.

Получено 27 XII 1982.

УДК 581.524 : 582.734 (211.7) (235.31)

Бот. журн., т. 69, № 3

С. А. Частухина

ЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ *NOVOSIEVERSIA GLACIALIS* (*ROSACEAE*) В ГОРНЫХ ДРИАДОВЫХ КУРТИННЫХ ТУНДРАХ ПЛАТО ПУТОРАНА

S. A. CHASTUKHINA. THE COENOTICAL ROLE OF *NOVOSIEVERSIA GLACIALIS* (*ROSACEAE*) FROM THE MONTANE DRYAS-PATCHED TUNDRAS OF THE PUTORANA PLATEAU

В горной тундре на севере Среднесибирского плоскогорья *Novosieversia glacialis*, выступая эдификатором, образует фрагменты своеобразных фитоценозов. Их строение и развитие обусловлены особенностями средообразования и возрастными изменениями эдификаторного растения.

Расположенное на севере Среднесибирского плоскогорья базальтовое плато Путорана имеет среднюю высоту над уровнем моря около 1000 м. В растительности гор плато отчетливо выделяются 3 высотных пояса: лесной, субгольцовый, гольцовый. Исследования проводили на высоте 950 м над ур. м., в гольцовом поясе в районе оз. Капчук. Растительность здесь существует в суровых условиях: зимой — низкие температуры и сильные ветры, бесснежный период короткий — около 1.5 месяца (начало июля—конец августа), а в местах долгого залеживания снега он еще меньше. Летом в солнечную погоду наблюдаются большие перепады температур на поверхности субстрата, особенно щебнистого (около 30°), при этом днем его температура достигает в отдельных случаях 40 °С и более. Среднесуточная температура воздуха за время наших работ (июль—август 1982 г.) значительно колебалась, ее максимальное значение 19.3°.

На выровненных щебнистых участках распространены дриадовые куртинные тундры, в которых особи дриады восьмилепестной *Dryas octopetala* L., выступая эдификаторами, формируют самостоятельные микрогруппировки-куртины, часто сложного состава, с определенной внутренней структурой. В состав таких микрогруппировок входят, помимо дриады восьмилепестной, *Carex melanocarpa*, *Novosieversia glacilis*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Minuartia arctica*, *Cetraria islandica*, *Rhytidium rugosum*, *Dicranum* sp. и др. Отдельные куртины не связаны между собой, их очертания определяются очертаниями латок дриады. На обследованном нами участке дриадовой куртинной горной тундры характерный размер куртин — 500—1200 см², а общее проективное покрытие — 15—20%. На этом участке был определен состав 200 куртин. Из них более 70 содержали новосиверсиевые фрагменты фитоценозов (ФФ), занимающие в среднем 10% площади куртины. Они представляют собой особь новосиверсии (эдификатор) с непосредственно примыкающими к ней подчиненными растениями.

Новосиверсия ледяная *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle — многолетник из сем. *Rosaceae*, моноподиально-розеточный гемикриптофит (Серебрякова, Петухова, 1978) со втягивающим надземную часть растения под землю стержневым корнем. Это вегетативно неподвижное растение с подземным каудексом (Полозова, 1978), растет обычно одиночно, не образуя групп. Размеры и форма новосиверсиевых ФФ определяются очертаниями ее надземной части: форма близка к округлой, площадь в среднем 100 (50—320) см². Новосиверсия ледяная образует ФФ в пределах пространства, где проявляется ее воздействие на

среду — своего фитогенного поля (Уранов, 1965). Фитогенному полю новосиверсии ледяной, как и вообще фитогенным полям, свойственны изменчивость во времени и мозаичность, что обусловливает некоторую дифференциацию размещения видов в пределах ФФ и существование различных стадий в их развитии. На первой стадии виргинильные [1] и частично молодые генеративные растения новосиверсии ледяной еще не формируют ФФ, так как их воздействие на среду незначительно, они не являются эдификаторами. Вторая, основная, стадия — мохово-новосиверсиевые ФФ, они формируются большинством (примерно $^2/_3$ от общего числа) растений: некоторыми молодыми генеративными, средневозрастными генеративными и частично старыми генеративными особями. Третья стадия — мертвопокровные ФФ, число которых составляет $^1/_4$ от мохово-новосиверсиевых ФФ. Их эдификаторами становятся некоторые старые генеративные, субсенильные и сенильные растения. Четвертая стадия — разрушающиеся каудексы уже отмерших растений новосиверсии ледяной с единичными мхами и накипными лишайниками или без них.

По средообразующей роли отдельные части растения новосиверсии ледяной неравноценны.

1. Розетка живых листьев. Она образована короткочерешчатыми листьями, число и длина которых зависят от возрастного состояния растения, являясь наименьшими у молодых и сенильных особей; обычный диаметр розетки — около 10 (5—20) см, густота ее быстро падает от центра к краям.

2. Находящаяся под листьями, чуть меньшая по размерам розетка ветоши (отмершие, но неразложившиеся листья и генеративные побеги нескольких самых последних лет). Под прикрытием листьев и ветоши, затеняющих субстрат и уменьшающих испарение с его поверхности, создаются условия, благоприятные для существования мхов. Они получают защиту от чрезмерного перегрева и иссушения летом. Кроме того, после выпадения осадков и очень частых туманов опушение живых частей новосиверсии ледяной и ее ветошь надолго удерживают в себе влагу, а это также несколько увеличивает влажность поверхности почвы и воздуха вокруг нее. В результате влажность субстрата под новосиверсией ледяной на глубине 0—5 см может значительно превышать влажность субстрата на голом месте, а температурный режим смягчается (табл. 1). С удалением от центра новосиверсии ледяной, т. е. с уменьшением плотности розетки листьев и ветоши, это действие ослабевает, и нередко на протяжение всего нескольких сантиметров можно наблюдать постепенное ухудшение (судя по их цвету и плотности) жизненного состояния мхов.

Под листьями, подстилаемыми ветошью, обычны синузии мхов *Dicranum* sp., *Bryum* sp., *Rhytidium rugosum* (в осоково-дриадовых куртинах последний вид редок и не образует чистых синузий). Под живыми листьями, выходящими за

ТАБЛИЦА 1

Некоторые характеристики средообразующего действия *Novosieversia glacialis*

Микрообитание	Суточные колебания температуры почвы, °C *		Влажность,** %	pH (водн.) **
	на глубине 1 см	на глубине 5 см	в слое почвы 0—5 см	
Фитогенное поле *N. glacialis*	8.6	5.5	66.7	6.23
Голое место	10.3	5.4	5.5	7.17

* Приведена амплитуда температур в следующие сроки: в 14 ч — 12 VIII и в 2 ч — 13 VIII 1982, средние данные для двух одиночно растущих особей, типичных по размеру (около 100 см^2) и возрастному состоянию (средневозрастные генеративные). Амплитуда температур за указанные сроки на голом месте в отдельные дни может превышать таковую под растением более чем на 10°.

** Данные для одиночно растущих особей, более крупных по размерам (около 400 см^2) и более старых (старых генеративных). Образцы взяты 20 VII 1982.

[1] Выделение возрастных состояний новосиверсии ледяной проводили, исходя из общей схемы качественных признаков возрастных состояний для разных видов («Ценопопуляции растений. . .», 1976).

розетку ветоши и лежащими на субстрате, а также за краями этих листьев — те же мхи и *Cetraria islandica*. Иногда по периферии ФФ, уже за пределами розетки, присутствовал *Carex melanocarpa*. Такое строение, обусловленное средообразующим действием надземной части новосиверсии ледяной, имеют формируемые большинством ее растений ФФ — мохово-новосиверсиевые.

3. Находящаяся под розетками листьев и ветоши расширенная верхняя, обычно расположенная вровень с поверхностью субстрата часть каудекса — участок спрессованных, уплотненных остатков отмерших побегов растения. Эта часть у молодых особей не выражена, она формируется, увеличивается в размерах и уплотняется по мере развития растения. С течением времени каудекс становится все более омертвевшим, лишь малую часть его составляют живые стебли, окруженные черными сухими «футлярами», постепенно образовавшимися из спрессованных остатков отмерших органов. Диаметр таких образований у старых растений может приближаться к диаметру розетки живых листьев, достигая иногда 5—7 см, листья и ветошь в таком случае теряют свою средообразующую роль, прикрывая уже не столько субстрат, сколько плотный сухой каудекс, — так формируются мертвопокровные новосиверсиевые ФФ.

4. Участок стебля с остатками отмерших побегов, сохраняющихся на втянутых в почву стеблях (по данным Б. А. Тихомирова и Г. И. Галазия, 1952) в течение многих десятков лет. Длина такого подземного участка стебля обычно 3—5, но может превышать и 10 см (видимо, это связано с возрастом растения). Остатки отмерших побегов используются (в мохово-новосиверсиевых и мертвопокровных новосиверсиевых ФФ) в качестве субстрата единичными стебельками мхов, обычно *Hypnum cupressiforme*; другие мхи встречаются редко.

5. Участок подземного стебля, свободный от остатков отмерших побегов, и корни. Эта часть находится в глубине почвы (обычно от 5 до 40 см, иногда до 1 м) и может отходить далеко в стороны, поэтому она не оказывает средообразующего действия на другие растения ФФ, особенно мхи и лишайники.

Эдификаторная роль новосиверсии ледяной в мохово-новосиверсиевых ФФ определяется воздействием на среду ее надземной части — более всего притенением и увеличением влажности субстрата. Кроме такого влияния, новосиверсия ледяная изменяет среду и в другом плане, который, однако, менее значим для формирования новосиверсиевых ФФ. Вследствие многолетнего поступления растительных остатков в почву под новосиверсией ледяной образуются гумусные «карманы» до 6 см глубиной с измененной кислотностью (табл. 1). Торфянистые «карманы» под «кочками» новосиверсии ледяной отмечала и Н. В. Матвеева (1979). В результате изменения физико-химических свойств субстрата увеличивается его микробное население (Крисс, 1947; Паринкина, 1979), причем, по данным О. М. Паринкиной (1979), почва под новосиверсией ледяной содержит значительно большее количество микроорганизмов по сравнению не только с голым местом, но и с почвой под таким сильным тундровым средообразователем, как *Dryas punctata*. Кроме того, в субстрате под новосиверсией ледяной растет численность беспозвоночных животных, что в свою очередь изменяет его свойства (Тихомиров, Галазий, 1952; наши наблюдения).

Наиболее распространенные мохово-новосиверсиевые ФФ обычно имеют в своем составе *Cetraria islandica* и реже — *Carex melanocarpa*, другие виды цветковых растений и лишайников в составе этих ФФ практически отсутствуют: они отмечены (табл. 2) единично в 4 из 46 ФФ (водоросли, грибы, накипные лишайники не учитывались). Общее число видов в ФФ чаще 3—6, в том числе обычно 2—3 вида мхов. В среднем покрытие мхов в мохово-новосиверсиевых ФФ составляет 25%. Чаще других (примерно в $^1/_3$ всех ФФ) встречаются *Rhytidium rugosum*, *Dicranum* sp., *Hypnum cupressiforme*. Наиболее обилен и часто образует синузии *Rhytidium rugosum*, его покрытие может достигать более 90%, тогда как покрытие каждого из других видов очень редко превышает 10%. Кроме *R. rugosum*, чистые одновидовые синузии образуют изредка также *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum* sp., *Bryum* sp., однако более характерны смешанные моховые синузии.

Интересно, что на площади мохово-новосиверсиевых ФФ, находящихся в пределах дриадовой куртины, живых частей дриады нет, обнаруживаются лишь ее остатки. Вероятно, жизнедеятельность новосиверсии ледяной, разра-

ТАБЛИЦА 2

Зависимость покрытия растений, входящих в состав мохово-новосиверсиевых ФФ, от покрытия *Novosieversia glacialis*

Подчиненный вид	Покрытие *N. glacialis*, %					Среднее покрытие, % *
	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100	
Мхи	21	15	19	43	23	25
Carex melanocarpa	9	2	5	1	0.1	1.4
Cetraria islandica	26	22	2	9	3	7.9
Другие растения	1	0	4	0	0.3	0.4

* Среднее покрытие *Novosieversia glacialis* — 86%.

стающейся, изменяющей среду, постепенно ведет к отмиранию прилежащих к ней частей дриады, тем самым облегчая поселение здесь мхов и *Cetraria islandica* и одновременно создавая для них благоприятные условия в отношении температуры и влажности субстрата (табл. 1); мхи и *C. islandica* в свою очередь способствуют разрушению дриады.

ФФ, в которых покрытие подчиненных видов (если они присутствовали) не превышало 5—7% и они не образовывали синузий, мы считали мертвопокровными. В большинстве случаев в таких ФФ был лишь один подчиненный вид или их не было вовсе, редко отмечались 2—3 вида (*Ditrichum flexicaule*, *Hypnum cupressiforme*, *Bryum* sp.). Несмотря на большую распространенность *Dicranum* sp. в дриадовых куртинах, и в частности в мохово-новосиверсиевых ФФ, в составе мертвопокровных новосиверсиевых ФФ виды этого рода отсутствуют. Мертвопокровные ФФ расположены в среднем в более крупных (2200 см^2) куртинах, чем мохово-новосиверсиевые (1100 см^2). Иногда отмечали и одиночные, существующие вне дриадовых куртин мертвопокровные ФФ.

Изредка среди щебнистого субстрата или реже в куртине встречали черные сухие остатки каудекса новосиверсии ледяной, на которых иногда еще можно было обнаружить единичные стебельки мхов или накипные лишайники.

Новосиверсия ледяная обладает значительной продолжительностью жизни, максимально установленный для нее возраст — 143 года (Тихомиров, Галазий, 1952). Обнаружить связь между календарным возрастом растения новосиверсии ледяной и стадией формируемого им ФФ, к сожалению, оказалось невозможным. Для определения возраста число листовых следов на стебле (а большая часть его втянута в землю) делят на среднее число листьев в одной генерации (Тихомиров, Галазий, 1952). Однако стебель никогда не был полностью сохранившимся, а значит, установленный возраст — полным. Можно лишь сказать, что стадия мохово-новосиверсиевых ФФ очень длительна, начинается на втором десятке лет жизни растения и продолжается несколько десятилетий.

Таким образом, новосиверсия ледяная является сильным тундровым эдификатором и образует в суровых горно-тундровых условиях долговременные фрагменты своеобразных фитоценозов. Ценотическая роль новосиверсии ледяной изменяется на протяжении ее жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Крисс А. Е. Микроорганизмы тундровых и полярно-пустынных почв. — Микробиология, 1947, т. 16, вып. 5, с. 437—448. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 79—109. — *Паринкина О. М.* К характеристике микрофлоры почв арктических тундр северо-восточной части Таймыра. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 110—117. — *Полозова Т. Г.* Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 114—143. — *Серебрякова Т. И.*, *Петухова Л. В.* «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, в. 6, с. 51—65. — *Тихомиров Б. А.*, *Галазий Г. И.* Определение возраста сиверсии ледяной (*Sieversia glacialis* R. Br.)

и некоторые вопросы продолжительности жизни растений. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 3, с. 332—348. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники, в. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 251—254. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура) / Отв. ред. А. А. Уранов и Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976, 216 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 24 VI 1983.

УДК 581.15 : 582.26

Бот. журн., т. 69, № 3

С. И. Генкал

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СТВОРКИ У ВИДОВ РОДА *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL. ON MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE MAIN STRUCTURAL VALVE ELEMENTS IN THE SPECIES OF THE GENUS *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Показана степень морфологической изменчивости основных элементов створки у 12 представителей рода *Stephanodiscus*, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Анализ полученных количественных данных выявил закономерности изменчивости элементов створки в форме степенных уравнений. Предлагается их использовать в качестве контроля при описании новых видов.

Разработанная Кютцингом классификация диатомовых водорослей, базирующаяся на форме и структуре кремнеземного панциря клетки, не потеряла своего принципиального значения до сего времени (Прошкина-Лавренко, 1974б). Введение в практику исследований электронной микроскопии подтвердило диагностическую ценность большинства микроструктурных элементов и выявило ряд таксономически значимых ультраструктур панциря.

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) мы изучили 12 видов и разновидностей рода *Stephanodiscus* Ehr. (табл. 1), 5 из которых — новые для науки и 2 — новые для СССР (Кузьмин, Генкал, 1977; Генкал, 1978а; Генкал, Кузьмин, 1978). При этом была предпринята попытка количественно оценить пределы морфологической изменчивости основных элементов створки (рис. 1): диаметра створки D, числа ребер (соответственно штрихов) в 10 мкм γ, их общего числа на створке n, числа ареол, приходящегося на 10 мкм длины штриха a, общего числа краевых подпертых выростов b, числа краевых подпертых выростов в 10 мкм α.

Измерение элементов створки проводили по принятым нами методикам (Генкал, 1977, 1978б). Результаты промеров по отдельным представителям рода даны на рис. 2—4. Прослеживается тенденция к увеличению общего числа ребер n с возрастанием диаметра створки. В отношении других элементов сказать что-либо определенное трудно. Лишь использование полученных данных в целом по роду отчетливо выявило существующие тенденции, а их обработка на ЭВМ «Минск-22» с применением алгоритмов, предложенных Л. М. Сущеней (1972), позволила найти математические закономерности изменчивости структурных элементов в форме степенных уравнений ($y=ax^k$, табл. 2). При положительном показателе степени величина y с увеличением x возрастает, а при отрицательном — убывает (рис. 5). Анализ результатов показывает, что с увеличением D число ареол по длине штриха, приходящееся на 10 мкм a, уменьшается про-

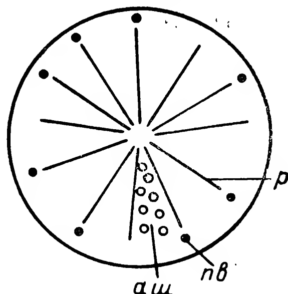


Рис. 1. Схематическое строение створки у представителей рода *Stephanodiscus*.

р — ребро, *аш* — ареолярный штрих, *пв* — подпертый вырост.

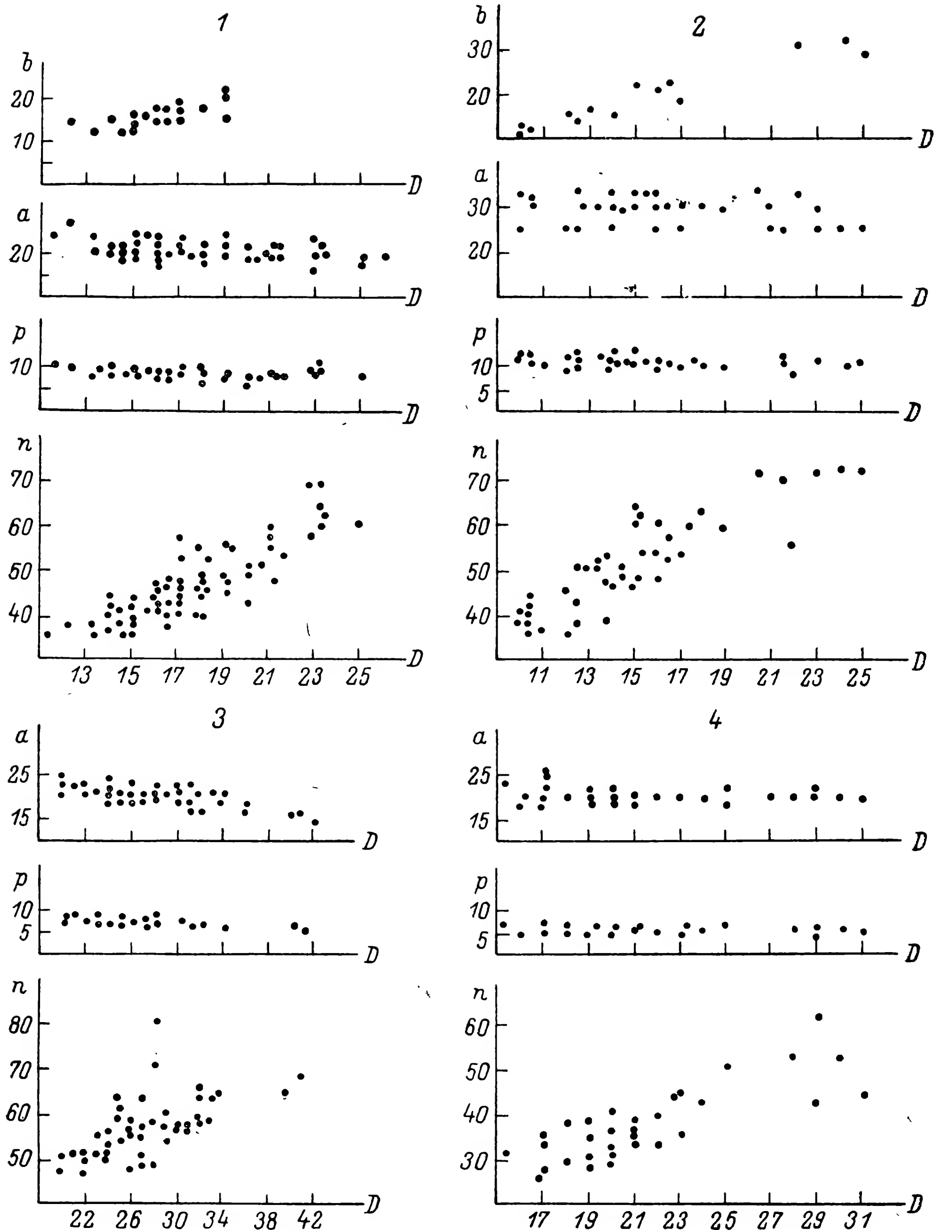


Рис. 2. Изменчивость основных элементов створки у представителей рода *Stephanodiscus*.

1 — *S. astraea* var. *minutulus*, *2* — *S. dubius*, *3* — *S. astraea* var. *astraea*, *4* — *S. astraea* var. *intermedius*. Здесь и на рис. 3 и 5 *по оси абсцисс*: *D* — диаметр створки, мкм; *по оси ординат*: *a* — число ареол в 10 мкм, *b* — число краевых подпертых выростов на створке, *n* — общее число ребер на створке, *p* — число ребер в 10 мкм.

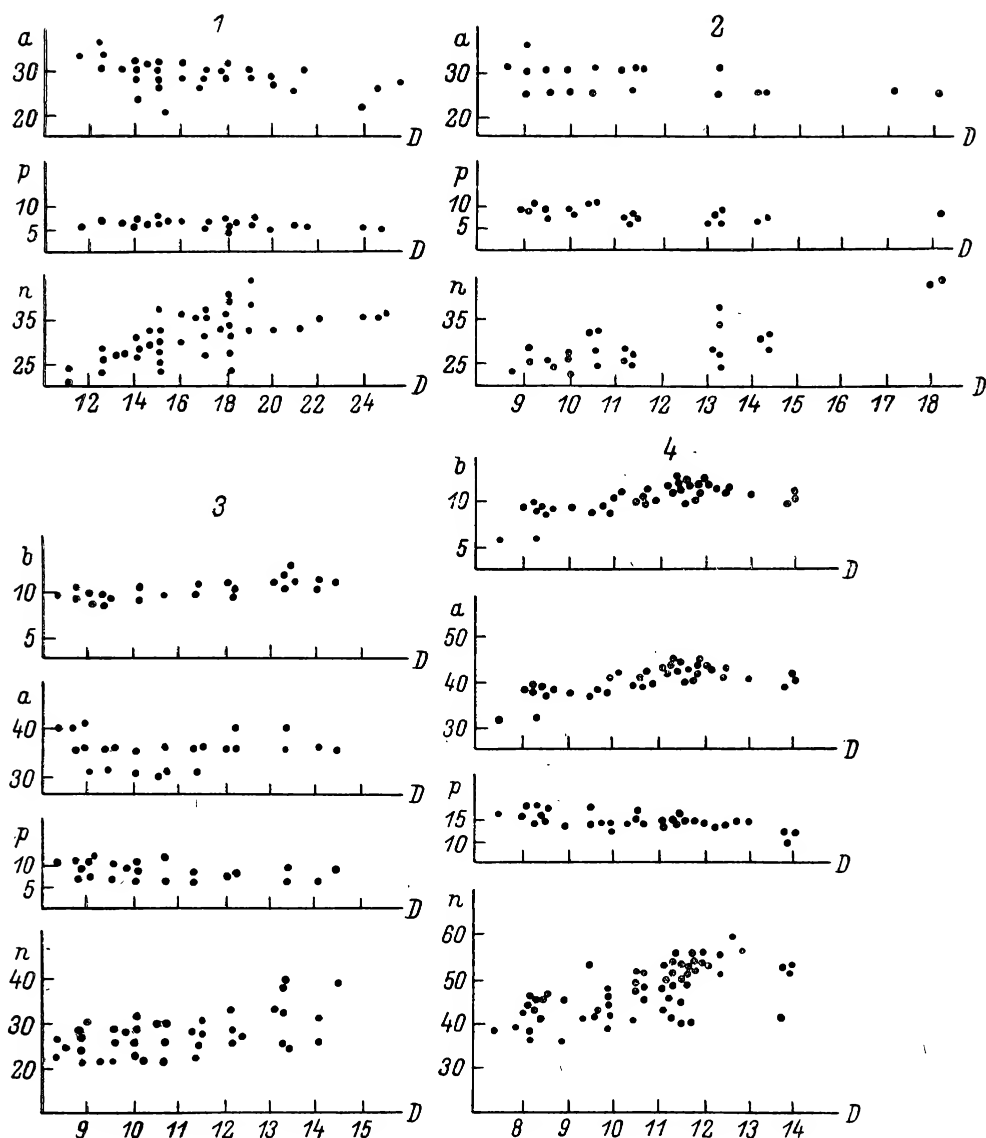


Рис. 3. Изменчивость элементов створки у представителей рода *Stephanodiscus*.
1 — *S. tenuis* var. *tener*, 2 — *S. hantzschii*, *3* — *S. tenuis* var. *tenuis*, *4* — *S. invisitatus*.

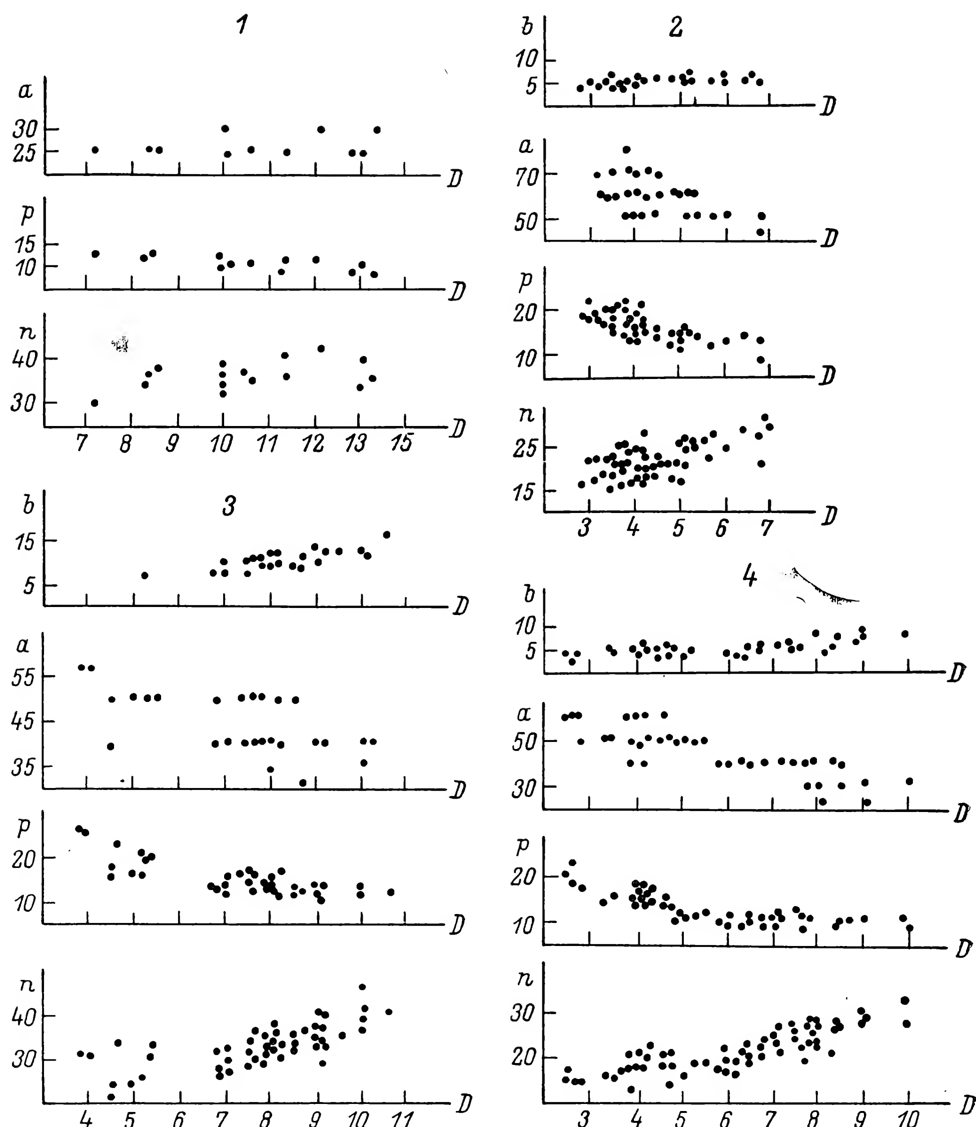


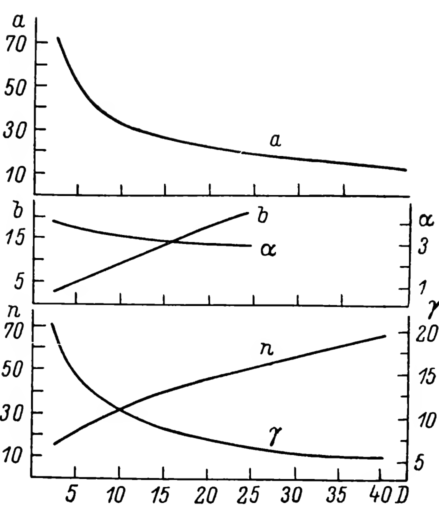
Рис. 4. Изменчивость элементов створки у представителей рода *Stephanodiscus*.
1 — *S. binderanus*, *2* — *S. makarovae*, *3* — *S. triporus*, *4* — *S. perforatus*.

порционально D в степени —0.560. Поскольку через ареолы осуществляются основные обменные процессы клетки, становится понятным, почему мелкие размеры особей дают им селективные преимущества (Munk, Riley, 1952; Одум, 1975).

Краевые подпертые выросты в жизни клетки выполняют важные функции: из них выходят либо слизистые тяжи (Hasle, 1972; Ross, Sims, 1972; Макарова, 1975), либо длинные тонкие щетинки (Round, 1970; Paerl, Shimp, 1973; Макарова и др., 1976; Кузьмин, Генкал, 1977), что увеличивает поверхность клетки и облегчает процесс ее парения в воде (Скабичевский, 1948, 1960; Киселев, 1969; Макарова, 1974; Прошкина—Лавренко, 1974а). Помимо этого, данные образования предохраняют клетки от поедания беспозвоночными (Беклеми-

Рис. 5. График изменчивости основных элементов створки у видов рода *Stephanodiscus*.

По оси ординат: α — число ареол в 10 мкм, γ — число ребер в 10 мкм; остальные обозначения, как на рис. 2.



шев, 1961; Макарова, 1974), так как размеры особей благодаря им нередко увеличиваются в 15 раз. В то же время увеличение числа выростов может идти только до определенного предела, выше которого начинается утяжеление панциря. Как видно из рис. 5, общее число *b* увеличивается пропорционально возрастанию *D* в степени +0.868. В то же время α уменьшается пропорционально увеличению *D*, но в незначительной степени (табл. 2; рис. 5). Это говорит о том, что с увеличением диаметра створки весовая нагрузка на одну щетинку значительно возрастает, а так как при увеличении объема клетки ее масса на единицу поверхности возрастает, становится понятным, почему более крупные клетки имеют тенденцию погружаться быстрее, чем мелкие (Titman, Kilham, 1976, и др.).

Аналогичная закономерность наблюдается и при сопоставлении числа ребер с диаметром створки. Так, с увеличением *D* увеличивается *n*, а γ уменьшается (табл. 2, рис. 5), причем число ребер с увеличением диаметра створки уменьшается быстрее, нежели число подпертых выростов. С одной стороны,

ТАБЛИЦА 1

Пределы изменчивости некоторых признаков створки у представителей рода *Stephanodiscus*

Вид	Диаметр створки, мкм	Число * ребер в 10 мкм	Число * ареол в 10 мкм	Число краевых подпертых выростов
S. dubius (Fricke) Hust.	7.1—25	9—17	25—40	—
S. astraea (Ehr.) Grun.	20—42.4	6—11	14—22	—
S. astraea var. *intermedius* Fricke	14.5—31.4	6—9	10—26	—
S. astraea var. *minutulus* (Kütz.) Grun.	11.4—27.7	8—12	11—26	—
S. tenuis Hust. var. *tenuis*	11.4—24.7	6—10	22—36	—
S. tenuis var. *tener* Genkal et Kuzmin	7.6—14.4	8—12	30—40	7—13
S. hantzschii Grun.	8.7—18.2	7—12	25—35	—
S. triporus Genkal et Kuzmin	3.7—10.6	14—35	30—60	—
S. perforatus Genkal et Kuzmin	2.5—10	10—30	25—60	3—8
S. invisitatus Hohn et Hellerman	8—14	14—20	28—44	7—15
S. makarovae Genkal	3.5—5.3	18—30	33—61	3—6
S. binderanus (Kütz.) Krieg.	7.2—13	10—14	25—30	—

* Элементы измеряли согласно рекомендациям, принятыми на III симпозиуме по современным и ископаемым диатомовым водорослям (Anonymous, 1975).

ТАБЛИЦА 2

Параметры степенных уравнений

Уравнение	$r \pm m$	σ	Число обработанных створок
$n=9.84\,D^{+0.52}$	+0.80±0.01	0.37	1000
$\gamma=31.34\,D^{-0.47}$	—0.78±0.02	0.35	1000
$b=1.34\,D^{+0.86}$	+0.92±0.01	0.47	600
$\alpha=4.28\,D^{-0.13}$	—0.34±0.03	0.19	600
$a=121.92\,D^{-0.56}$	—0.88±0.01	0.37	1000

для придания жесткости конструкции панциря створки большего диаметра должны иметь больше ребер, а с другой — для уменьшения веса и увеличения ареолированной поверхности (через которую идет метаболизм) их число в 10 мкм должно уменьшаться, т. е. и здесь между элементами створки устанавливается оптимальное соотношение.

Таким образом, несмотря на то что основные элементы панциря у представителей рода *Stephanodiscus* варьируют в значительной степени, их изменчивость подчиняется определенным закономерностям, что может служить контролем при описании новых видов и разновидностей.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев К. В. О значении колониальности для планктонных диатомей. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1961, т. 51, с. 16—30. — *Генкал С. И.* К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 848—851. — *Генкал С. И.* Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*). — Нов. сист. низш. раст., т. 15. Л.: Наука, 1978а, с. 11—14. — *Генкал С. И.* К методике подсчета ареол на створках представителей класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1978б, т. 63, № 3, с. 367—369. — *Генкал С. И., Кузьмин Г. В.* Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1309—1312. — *Киселев И. А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 658 с. — *Кузьмин Г. В., Генкал С. И.* Новая для СССР планктонная диатомея *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman. — Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 2, с. 59—62. — *Макарова И. В.* О жизненных формах у морских диатомовых водорослей. — Нов. сист. низш. раст., т. 11. Л.: Наука, 1974, с. 3—19. — *Макарова И. В.* О систематическом положении рода *Thalassiosira* Cl. и филогения семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 10, с. 1413—1420. — *Макарова И. В., Кузьмин Г. В., Рябкова Л. П.* Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). — Нов. сист. низш. раст., т. 13. Л.: Наука, 1976, с. 28—31. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Биология. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974а, с. 37—44. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Принципы систематики диатомовых водорослей. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974б, с. 45—49. — *Скабичевский А. П.* О парении растительных планктонных организмов. — ДАН СССР, 1948, т. 59, № 4, с. 759—761. — *Скабичевский А. П.* Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 349 с. — *Сущеня Л. М.* Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наук. думка, 1972, 196 с. — (*Anonymous*) Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. — Beih. Nova Hedw., 1975, Bd 53, S. 323—353. — *Hasle G. R.* Two types of valve processes in centric diatoms. — Beih. Nova Hedw., 1972, Bd 39, S. 55—78. — *Munk W. H., Riley G. A.* Absorption of nutrients by aquatic plants. — J. Marine Res., 1952, vol. 11, N 2, p. 215—240. — *Paerl H. W., Shimp S. L.* Preparation of filtered plankton and detritus for study with scanning electron microscopy. — Limnol. Oceanogr., 1973, vol. 18, N 5, p. 802—805. — *Ross R., Sims P. A.* The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. — Br. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 139—163. — *Round F. E.* The delineation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy, tranmission and reflecting electron microscopy. — Beih. Nova Hedw., 1970, Bd 31, S. 583—604. — *Titman D., Kilham P.* Sinking in freshwater phytoplankton: some ecological implication of cell nutrient status and physical mixing processes. — Limnol. Oceanogr., 1976, vol. 21, N 3, p. 409—417.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок

Получено 8 X 1981.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.951.6 (575.4)

В. П. Бочанцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *SCROPHULARIA* (*SCROPHULARIACEAE*) ИЗ ТУРКМЕНИИ

V. P. BOTSCHANTZEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SCROPHULARIA* (*SCROPHULARIACEAE*) FROM TURKMENISTAN

Scrophularia kurbanovii Botsch. sp. nov. — Suffrutex multicaulis. Caules foliosi, ramosi, 9—25 cm alti, basi tereti-quadrangulares, 1—2 mm crassi. Folia caulina inferiora petiolata, opposita, 2—4 juga, 0.6—4 cm longa (petiolo 0.1—2 cm longo incluso), 0.25—2.3 cm lata, late ad oblongo-ovata, integra, pinnatilobata, pinnatipartita vel pinnatisecta, margine plerumque acute crenata (lobis nonnullis interdum integerrimis), in axillis ramulis abbreviatis, foliis conformibus sed deminutis obtectis saepe praedita. Caules inferne, folia caulina omnia margine laminae petiolique nec non bracteae margine pilis capitatis brevissime stipitatis albis minutis sparse obtecti. Inflorescentia paniculata, ramis, foliis bracteisque alternis (interdum ramis foliisque infimis oppositis, tunc foliis caulinis conformibus sed deminutis) rarissime cymas formans, foliis bracteisque sessilibus lanceolatis integerrimis 0.6—7 mm longis, 0.2—2 mm latis, ramulis 1—3 (4) floris, pedicellis 0.5—11 mm longis. Caulis in inflorescentia, unacum ramis pedicellisque teretes, pilis capitatis sat longe stipitatis rubeolis minutis sparse tecti. Calyx glaber, 2.4—2.5 mm longus, lobis 1.8—2 mm longis, 2—2.2 mm latis, orbicularibus, viridibus, albo-vel brunnescenti-paleaceo-marginatis, apice acute dentatis. Corolla 4.5—4.7 mm longa, tubo subinflato viridulo-flavo, labii superioris lobis vinaceis, 1.3 mm longis, 2.5 mm latis, labii inferioris lobis lateralibus viridulo-flavis, 0.8 mm longis, utroque 1.8 mm lato, lobus inferus — viridulo-flavus 1 mm longus, 1.4 mm latus. Stamina e perianthio exserta, 4.7—5.5 mm longa, filamentis pilis capitatis longiuscule stipitatis albis minutis sat dense tectis, antheris vinaceis. Staminodium lanceolatum, parte superiore libera aculata 0.6—1.6 mm longa, 0.3—0.45 mm lata, labiis breviore et sinum interlobarem labii superioris nec attingente, a latere tubo corollino adjacente pilis capitatis sat longe stipitatis albis minutis sparse tecta. Stylus e perianthio exsertus, stigmate capitato 3.5 mm longo. Capsula complanato-globosa, dura, dehiscens, 4—5 mm longa, 4—5.5 mm lata, tenuiter rostrata, rostro 1 mm longo. Semina ca 1 mm longa, 0.5 mm lata, brunnea, teretia, oblonga, subincurvata, transversaliter rugosa.

T y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Dueczi, ad declive boreale, in fissuris rupium, 19 IV 1983, fl. et fr. juv., D. Kurbanov (LE).

P a r a t y p u s: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Dueczi, ad declive boreale, in fissuris rupium, 24 VII 1982, fr., V. Botschantzev, D. Kurbanov (LE).

A f f i n i t a s. A *S. variegata* Bieb. humilitate (ad 25 cm alta), foliis caulinis inferioribus paucioribus (2—4 jugis), caule sub inflorescentia et foliis margine tantum pilis capitatis brevissime stipitatis albis minutis sparse tectis, ramulis inflorescentiae paucifloris (plerumque 1—3 floris), caule in inflorescentia unacum ramulis pedicellisque pilis capitatis sat longe stipitatis rubeolis minutis sparse tectis, corolla minore et staminodio lanceolato differt.

D i s t r i b u t i o. Asia Media (Turcomania, jugum Kjurendag).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 1 VIII 1983.

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.538.682.542.1

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *BUTOMACEAE, PAPAVERACEAE* И *POACEAE* С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS OF THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *BUTOMACEAE, PAPAVERACEAE, POACEAE* FROM THE USSR FAR EAST

Butomaceae

Butomus umbellatus L. **2n=16.** Приморский край, окраина г. Уссурийска, Н. Цвелев, 1982 г., № 6247, VLA, LE.

Papaveraceae

Corydalis ambigua Cham. et Schlecht. **2n=28.** Сахалин, окр. пос. Ново-Александровска, гора Чехова, А. Соколовская, 1957 г., № 98, LECB.

C. buschii Nakai. **2n=16.** Приморский край: окр. г. Владивостока, 19-й км, А. Соколовская, 1962 г., № 150, LECB; п-ов Муравьева-Амурского, долина р. Лянчихе, А. Соколовская, 1962 г., № 93, LECB.

C. gigantea Trautv et Mey. **2n=16.** Приморский край, окр. с. Ворошиловки, ключ Лозовый, Н. Гурзенков, 1962 г., № 381, LECB.

C. ochotensis Turcz. **2n=16.** Приморский край, Хасанский р-н, «Голубиный утес», берег залива Петра Великого, А. Соколовская, 1962 г., № 304, LECB.

C. pallida (Thunb.) Pers. **2n=16.** Хабаровский край, правый берег Амура в 30 км ниже Хабаровска, окр. сел. Воронеж, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1978 г., № 5316, VLA; Приморский край: Уссурийский заповедник, у западной границы, Т. Безделева, 1980 г., № 5773, VLA; окр. Владивостока, 12-й км, А. Соколовская, 1962 г., № 1, LECB.

C. pauciflora (Steph.) Pers. **2n=16.** Камчатская обл., Корякский национальный округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, подножие горы Продолговатой, А. Соколовская, 1965 г., № 133, LECB.

C. speciosa Maxim. **2n=16.** Сахалин, окраина г. Южно-Сахалинска, на лесистой территории Ботанического сада, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6265, VLA.

Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino. **2n=16.** Камчатская обл., Корякский национальный округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, гора Продолговатая, А. Соколовская, 1965 г., № 23, LECB.

Hylomecon vernalis Maxim. **2n=24.** Приморский край, Владивосток, природный лесопарк «Вторая Речка», Н. Пробатова, 1980 г., № 5685, VLA.

Papaver amurense (N. Busch) Tolm. **2n=70—72.** Приморский край, Хорольский р-н, окр. с. Новобельмановки, Т. Безделева, 1980 г., № 5864, VLA; там же, № 5865, VLA.

Poaceae

Arthraxon centrasiaticus (Griseb.) Gamajun. **2n=36.** Хабаровский край, Верхнебуреинский р-н, окр. ж.-д. ст. Ургал, Н. Пробатова, 1976 г., № 4651, VLA.

A. langsdorffii (Trin.) Roshev. **2n=36.** Приморский край, мыс Песчаный против Владивостока, 2 км к юго-западу от поселка рыбокомбината. Н. Пробатова, 1978 г., № 5333, VLA.

Beckmannia eruciformis ssp. *borealis* Tzvel. **2n=14.** Камчатка, окр. пос. Козыревска, отмель р. Камчатки, А. Соколовская, 1959 г., № 147, LECB.

Bromopsis ornans (Kom.) Holub. **2n=56.** Камчатка: г. Петропавловск-Камчатский, Никольская сопка, Н. Пробатова, 1970 г., № 3105, VLA; Авачинский вулкан, склон на высоте 900—1000 м над ур. м., Н. Нечаева, 1982 г., № 6076, VLA.

Bromus commutatus Schrad. **2n=28.** Приморский край, Надеждинский р-н, ж.-д. ст. Барановский, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1974 г., № 6243, VLA.

Calamagrostis latissima (Worosch.) Probat. **2n≈100.** Приморский край, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, урочище Абрек, Н. Шаульская, 1977 г., № 4869, VLA.

C. litwinowii Kom. **2n=42.** Камчатка, 10 км к северу от г. Елизова; урочище Светлый ключ, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6071, VLA.

C. sugawarae Ohwi. **2n=28.** Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, Н. Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5918, VLA.

Ceratochloa cathartica (Vahl) Herter. **2n=42.** Хабаровский край, Еврейская автономная область, Смидовичский р-н, ж.-д. ст. Волочаевка-1, Н. Пробатова, 1976 г., № 4541, VLA.

Danthonia riabuschinskii (Kom.) Kom. **2n=36.** Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, р. Правая Тюшевка в 7 км выше слияния с р. Левой Тюшевкой, В. Якубов, 1981 г., № 6026, VLA.

Dimeria neglecta Tzvel. **2n=14.** Приморский край, залив Петра Великого, о. Путятина, оз. Корейское, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6245, VLA, LE, MHA.

Eragrostis amurensis Probat. **2n=40.** Хабаровский край, Ульчский р-н, правый берег Амура в 5 км выше с. Богородского, Н. Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5962, VLA.

Festuca jacutica Drob. **2n=14.** Амурская обл., Селемджинский р-н, 2 км к востоку от пос. Норск, Н. Пробатова, 1976 г., № 4451, VLA.

F. kolymensis Drob. **2n=42.** Камчатка, Тигильский р-н, окр. пос. Палана, А. Соколовская, 1959 г., № 247, LECB.

F. litvinovii (Tzvel.) E. Alexeev. **2n=28.** Амурская обл., 30 км к югу от г. Свободного, окр. с. Малая Сазанка, Н. Пробатова, 1976 г., № 4408, VLA.

F. mollissima V. Krecz. et Bobr. **2n=14.** Приморский край, 18 км к югу от пос. Терней, бухта Благодатная, Н. Пробатова, 1979 г., № 5562, VLA.

F. probatoviae E. Alexeev, **2n=14.** Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, гора Чехова в системе Сусунайского хребта, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6208, VLA.

Glyceria×amurensis Probat. **2n=20.** Хабаровский край, Ульчский р-н, окраина с. Солонцы, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1978 г., № 5070, VLA.

Hierochloë glabra Trin. **2n=28.** Приморский край: окраина г. Арсеньева, В. Селедец, 1978 г., № 4947, VLA; окр. г. Артем, близ ж.-д. платформы Севастопольская, В. Селедец, 1978 г., № 4950, VLA. **2n=28, 42.** Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, близ оз. Большое, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1978 г., № 5024, VLA; Приморский край: окраина г. Уссурийска, близ шоссе на Хабаровск, Э. Рудыка, 1978 г., № 4996, VLA; Надеждинский р-н, окр. с. Тереховки, дорога на Красные скалы, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1981 г., № 6017, VLA. **2n=42.** Приморский край, окр. Владивостока, мыс Анна, Э. Рудыка, 1979 г., № 5460, VLA.

Limnas stelleri Trin. **2n=28.** Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окр. с. Аим, левый берег р. Мая в 17 км выше р. Семя, С. Харкевич, Т. Буч, 1978 г., № 5406, VLA.

Lolium multiflorum Lam. **2n=14.** Сахалин, пос. Ново-Александровск, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6221, VLA.

Poa beringiana Probat. **2n=42.** Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, верхнее течение р. Перевальной, В. Петько, 1978 г., № 5385, VLA.

P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom. **2n=28.** Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. ж.-д. ст. Большой Невер, Н. Пробатова, 1975 г., № 4043, VLA. **2n=35.** Приморский край, Ханкайский р-н, берег оз. Ханка у с. Астраханка, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1970 г., № 4875, VLA. **2n=42.** Камчатка, Быстринский р-н, 8 км к югу от пос. Эссо, долина р. Быстрой Козыревской у перевала Гаргачан, Т. Нечаева, 1970 г., № 4661, VLA.

P. macrocalyx Trautv. et Mey. **2n=56.** Камчатка, Елизовский р-н, берег океана близ устья р. Халактырки, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1972 г., № 3665, VLA. **2n≈64.** Камчатка, г. Петропавловск-Камчатский, мыс Сигнальный, Н. Пробатова, 1971 г., № 3319, VLA. **2n≈100.** Командорские острова, о. Беринга, берег оз. Саранного, Н. Пробатова, 1971 г., № 3300, VLA.

P. supina Schrad. **2n=14.** Камчатка, Мильковский р-н, окр. с. Пущино, А. Кожевников, 1978 г., № 5254, VLA.

P. turneri Scribn. **2n≈64.** Командорские острова, о. Беринга, мыс Северо-Западный, Н. Пробатова, 1971 г., № 3298, VLA.

Ptilagrostis alpina (Fr. Schmidt) Sipl. **2n=22.** Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, верховье р. Магей в 180 км к югу от с. Нелькан, выс. 900 м над ур. м., С. Харкевич, Т. Буч, 1978 г., № 5328, VLA.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl. **2n=28.** Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окр. Владивостока в районе ж.-д. платформы Чайка, Н. Пробатова, 1974 г., № 3878, VLA. **2n=42.** Хабаровский край, Нанайский р-н, у с. Троицкого, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1978 г., № 5092, VLA; Приморский край, окраина г. Уссурийска, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1979 г., № 5531, VLA.

P. gigantea (Grossh.) Grossh. **2n=14.** Приморский край, у ж.-д. ст. Угольная, Н.Пробатова, 1979 г., № 5443, VLA.

Schizachne komarovii Roshev. **2n=20.** Камчатка, Елизовский р-н, 5 км к югу от с. Пиначево, долина р. Пиначевой (бассейн р. Авачи), Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1972 г., № 3654, VLA.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 1 VI 1983.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.4 (47+57)

ИСААК ГРИГОРЬЕВИЧ БЕЙЛИН
(к 100-летию со дня рождения)

E. S. TEREKHIN. ISAAK GRIGORYEVICH BEILIN (TOWARDS THE 100TH BIRTHDAY)

9 мая 1983 г. исполнилось сто лет со дня рождения видного советского ботаника-паразитолога И. Г. Бейлина. Оригинальный исследователь, интересный, смелый и принципиальный человек, И. Г. умел смотреть в будущее, поэтому мы отдаем должное его жизни и научному творчеству, обращаемся и сегодня к его идеям и научным предвидениям.

И. Г. родился в семье переплетчика и с 13 лет начал зарабатывать на жизнь частными уроками. В 15-летнем возрасте он активно включился в работу политического кружка г. Прилуки, многократно подвергался обыскам и арестам, сидел в тюрьме за распространение марксистской литературы среди рабочих. В 1901 г. И. Г. сдал экстерном экзамены за курс классической гимназии, с 1904 г. отбывал рядовым воинскую повинность, ведя пропагандистскую работу среди солдат. Лишь в 1907 г., в возрасте 24 лет, ему удалось поступить в Казанский университет на естественное отделение. Здесь судьба свела его с Б. А. Келлером, который в дальнейшем сыграл значительную роль в жизни и научной работе И. Г.

В начале первой мировой войны И. Г. был снова призван в армию и за храбрость и самообладание, проявленные в боях, дважды награжден георгиевским крестом. В 1915 г. после тяжелого ранения он был уволен с военной службы. В том же году Келлер пригласил его на работу на Воронежской станции защиты растений. Воронежский период деятельности — годы напряженной научной и организационной работы.

В 1919 г. И. Г. предложил оригинальную методику учета массовых заболеваний растений, а затем разработал ряд интересных научных представлений о факторах возникновения и развития эпифитотий, очагах заболеваний и др. В 20-е и 30-е годы И. Г. в Воронежской обл., а затем и в стране возглавил изучение массовых заболеваний важнейших сельскохозяйственных культур.

В 1940 г. по предложению Б. А. Келлера И. Г. создал лабораторию защиты растений в Московском ботаническом саду АН СССР. В этот период И. Г. написал две книги о болезнях декоративных растений, одна из которых осталась неопубликованной. С 1945 г. в течение ряда лет И. Г. работал в лаборатории лесной фитопатологии в Институте леса АН СССР. Это были годы упорной работы, многочисленных экспедиций, получения научных результатов в области лесной фитопатологии, массовых заболеваний лесных пород.

История науки — еще одна область, в которую И. Г. внес большой и ценный вклад. Широко известны его историко-биографические книги «А. Н. Краснов» (1950) и «Г. Ф. Морозов» (1954). В отзыве на одну из этих книг В. В. Фердинандов писал: «Мы всегда готовы говорить и писать о тех, кто и без того увенчан наградами, чья деятельность была все время на виду, кто сумел при жизни добиться признания, почестей, славы,— и как редко совесть и чувство справедливости побуждают нас отдать долг признательности и уважения тем, чьи планы, надежды, стремления, искания из-за своей оригинальности, самобытности, независимости противостоят всему привычному, рутинному, требуя от нас воз-

выситься над ним, взглянуть вверх, вдаль».[1] Многое из этого интересного монолога относится и к самому И. Г.

Весьма интересны исследования И. Г. в области изучения физиологических рас у заразиховых, повиликовых, омеловых. Он быстро оценил их значение для теории видообразования и практики сельского хозяйства. Особенно ярко и полно И. Г. показал практическое значение расообразования у заразих на примере паразитирующей на подсолнечнике заразихи кумской. Вот лишь один из выводов его работы: «Вопрос о заразихе гораздо сложнее, чем это представляется селекционерам. . . Селекционеры при выведении новых сортов подсолнечника должны помнить, что естественный отбор работает над усовершенствованием и другого живого существа — заразихи, что наряду с выведением новых сортов подсолнечника могут возникать и новые расы паразита».[2] Естественно вытекают отсюда и его рекомендации о необходимости постоянной селекции подсолнечника на иммунитет, поскольку естественный отбор непрерывно выделяет все новые и новые расы паразитов, все более приспособленные к развитию на вновь выведенных сортах.

Интерес И. Г. к изучению физиологических рас у растений-паразитов сегодня вполне понятен: в какой другой области биологии мы можем воочию наблюдать процесс естественного видообразования у высокоорганизованных организмов да еще противостоящего в какой-то степени деятельности человека? В статье «Эволюция паразитизма у цветковых растений» (1948) он отстаивает идею эколого-биохимической эволюции видов паразитных растений, опережающей эволюцию морфологическую. В ней И. Г. продемонстрировал на конкретных примерах, как изучение физиологических рас у растений-паразитов позволило выяснить казавшиеся ранее загадочными особенности иммунитета культурных растений, связанные с эволюционными изменениями биохимии паразитных растений, при сохранении присущих им морфологических черт.

Среди других общеботанических проблем, интересовавших И. Г., можно отметить такие, как происхождение паразитизма цветковых растений, паразитологический метод в систематике растений-паразитов и др. Здесь особенно интересна разрабатывавшаяся им тема: растения-паразиты как реагенты на родственные отношения их растений-хозяев. И. Г. последовательно развивал идею о соответствии паразитологических данных систематическим построениям, основанным на других признаках. В поддержку этой идеи он приводит много разнообразных и интересных свидетельств. И снова здесь прослеживается та же центральная мысль о соответствии биохимической и морфологической эволюции растений. Можно соглашаться или не соглашаться с взглядами И. Г. на биохимические основы морфологической эволюции, но нельзя не учитывать большой и разнообразный материал, который он собирал в подкрепление своих идей в течение многих лет.

Сказанного достаточно, чтобы показать большое значение научного наследия И. Г., которое питает новые поколения и ботаников-эволюционистов, и ботаников-практиков. В письме к профессору Бейлину один из его читателей Л. Хасиб писал: «Когда я прочел книгу о Морозове, то подумал, что вот именно такие книги нужны, очень нужны молодому поколению — книги, воспитывающие любовь к исканиям, упорство в труде, уважение к своим учителям, принципиальность, строгое отношение к своему гражданскому долгу и общественным обязанностям».[3]

Э. С. Терехин.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 22 II 1983.

---

[1] Цит. по: *Парнес В. А.* Исаак Григорьевич Бейлин. М.: Наука, 1983. 128 с.

[2] *Бейлин И. Г.* Цветковые полупаразиты и паразиты. М.: Наука, 1968, с. 66.

[3] Цит. по: *Парнес В. А.* Жизнь и творчество профессора Исаака Григорьевича Бейлина.— В кн.: *Бейлин И. Г.* Цветковые полупаразиты и паразиты, с. 114.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 (23.03—924.81) : 581.524.43

В. Б. Куваев. Высотное распределение растений в горах Путорана. — Л.: Наука, 1980. 262 с. Т. 1000. Ц. 3 р. 30 к.

Yu. P. KOZHEVNIKOV, B. N. NORIN, V. N. UKHACHEVA. *V. B. KUVAYEV.* ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF PLANTS IN THE PUTORANA MTS. 1980

Через 4 года после выхода в свет «Флоры Путорана» (1976 г.), написанной коллективом новосибирских ботаников под руководством Л. И. Малышева, появился новый капитальный труд, посвященный растительному покрову плато Путорана, — монография известного флориста и ботанико-географа В. Б. Куваева, построенная на ботанических исследованиях юго-западной части плато 1968—1970 гг.

Книга состоит из четырех глав. В главе 1 приведены сведения о природных условиях плато Путорана и их влиянии на общий характер растительного покрова. Глава читается с большим интересом, но некоторые положения автора вызывают сомнения. Куваев, в частности, утверждает, что выхолаживание озерных котловин обусловливает существование лиственничных редкостойных лесов. Однако этому противоречит то, что более высокобонитетные леса на Путоране большей частью приурочены к склонам, обращенным именно к озерам. На склонах межгорных котловин без озер леса обычно выглядят чахлыми. Леса, расположенные на надозерных террасах, нередко не относятся к категории редкостойных. На их качество большее влияние, чем озера, оказывает наличие поблизости крутого горного склона, служащего, по-видимому, рефлектором тепла. Это хорошо заметно при сравнении приозерных лесов тех мест, где ближайший склон удален на 2—3 км, и тех, где склон находится рядом с озером. Охлаждающее влияние озера даже на северо-западе Путораны проявляется только на мысах и островах. Парадоксально то, что влияние гор на лесную растительность сильнее именно во впадинах, вмещающих крупные озера, поэтому, на наш взгляд, нет смысла говорить о «специфическом поясе приозерной растительности».

В книге дан анализ связи растительности с физико-географическими факторами, однако более детализированное описание изученных районов в этом плане (с. 16—18) улучшило бы книгу с фактологической стороны.

Суть главы 2 — эколого-географическая и высотная информация по каждому виду. Эти сведения приводятся в виде аннотированного списка видов, что безусловно следует признать наиболее удобной формой. В работах подобного типа такие списки носят чисто справочный характер; они должны быть краткими, четкими, сведения в них должны излагаться лаконично и однозначно, чтобы можно было быстро извлечь нужную информацию по каждому виду. Следует отметить, что приводимый в главе список видов в некоторой мере не соответствует этому. Совершенно излишней в рамках данной работы является почти вся информация, касающаяся систематической части, в том числе и цитирование гербарных материалов. В аннотированной части списка четко выделены данные, касающиеся высотного размещения видов, однако они не безупречны.

В начале главы (с. 20) сказано, что данные о высотном распространении видов содержат указание на принадлежность вида к высотно-ценотической группе (ВЦГ) и на высоты его нижнего предела, максимальной приуроченности и верхнего предела. Приведен пример: *Carex media*. III: 300, 400, 500. Однако в самом списке для отдельных видов указывается иногда не 3, а от одной до четырех высотных отметок, причем они разделяются не только запятой, а также

тире, точкой с запятой и еще иногда снабжены скобками и математическими индексами (больше, меньше, равно, приблизительно). Все это, по замыслу автора, вероятно, должно нести определенное смысловое значение, однако для читателя это остается неясным. Когда вид встречается редко, то оценки, подобные «500 м» или «785—790 м» понятны. В ряде же случаев приведены трудно читаемые комбинации. В качестве примера укажем такие: (400), 700—800, 1000, 1000 м (с. 91); 300, 300—300 (600) м (с. 48); 300—300 м (с. 48). Следовало бы все оценки давать в одних пределах точности, а то у одних видов они округляются до сотен, у других — до десятков метров, для третьих же приводятся с точностью до 1 м. В некоторых случаях имеются расхождения в высотных отметках нижнего и верхнего пределов распространения видов и цитированных гербарных экземпляров. Так, нижний предел для *Selaginella selaginoides* указан 400 м, а среди цитированных образцов есть высота 273 м. Для *Pedicularis adamsii* указана только высота 800 м, гербарные же сборы имеют высоты 755, 806, 860 и 900 м. Досадно, что такого рода недочеты ухудшают качество столь ценного фактического материала.

С чисто систематической точки зрения к списку может быть предъявлено немало претензий. Хотя автор и указывает, что он понимает вид «как сложное явление с внутривидовыми категориями» (с. 19), на самом деле это выдержано далеко не всегда, о чем красноречиво говорят описанные им новые виды и подвиды из родов *Thymus*, *Draba* и *Euphrasia*, а также признанные в ранге видов таксоны, которые монографы соответствующих групп расценивают только как внутривидовые единицы (например, *Deschampsia sukatschewii*, *Betula cajanderi*, *Salix fumosa* и др.). Сомнительно выделение в качестве новых подвидов растений, различающихся только размерами (*Veronica longifolia* ssp. *borealis*, *Astragalus frigidus* ssp. *minutulus*, *Dracocephalum nutans* ssp. *subarcticum*). Наряду с относительно мелкими экземплярами этих растений даже на северо-западе Путораны имеются и такие, которые не отличаются по размерам и сопутствующим им признакам от более южных представителей данного вида. В то же время с трактовкой некоторых таксонов (*Minuartia verna* ssp. *glacialis*, *Tanacetum vulgare* ssp. *boreale*, *Lonicera caerulea* ssp. *hirsuta*) нельзя не согласиться, однако они оказываются незаконно обнародованными, так как не содержат базионимов. Качество списка безусловно выиграло бы при более точном определении географического распространения ряда видов. Для этого автору следовало бы обратиться к более солидным трудам, чем те, которые им упомянуты, например, к работам E. Hultén (1968, 1971, и др.), H. Meusel e. a. (1965) и др. Так, *Cassiope tetragona* нельзя называть просто арктическим видом, *Trientalis europaea* — арктобореальным, *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea* — гипоарктическими, *Pinguicula villosa* — арктогипоарктическим, *Boschniakia rossica* — арктобореальным. Однако при этом необходимо подчеркнуть, что типология географического распространения растений разработана недостаточно, поэтому претензии в данном случае относятся к ботанической географии в целом. Из-за этого в списке оказалась завышенной численность арктических и гипоарктических видов и заниженной численность бореальных и циркумполярных, хотя для части видов Куваев распространение уточнил.

Автору следовало бы ввести главу, посвященную методике сбора и обработки материала, так как сведений о методике, приводимых на с. 6 и 144, явно недостаточно. Интересующийся данной темой читатель должен будет обращаться к более ранним работам автора, и не к одной, так как на с. 6 указано, что с начала работ в этом направлении на Урале методика сбора и обработки материала претерпела изменения, а если добавить, что в основном эта методика сообщалась в автореферате кандидатской диссертации автора, защищенной в 1952 г. (!), то ясно, что даже когда это очень необходимо, читателю «докопаться» до ее сути непросто.

Видимо, из-за отсутствия методических данных остается в некоторой мере неясной и суть самих ВЦГ, характеристике которых посвящена глава 3. Из формулировки ВЦГ на с. 144 в общем можно понять, на основе чего выделены высотные группы, хотя остается неясным, как автор, имея данные о высотной приуроченности видов на 36 профилях, свел их в конечном счете воедино. Другими словами, неясно, какие процедуры проводились с 300 описаниями до того,

как для каждой высотной ступени всего исследованного района были составлены сводные таблицы для определения высотной приуроченности видов, выраженной в процентах. Названия ВЦГ и анализ многочисленных рисунков-графиков по отдельным ВЦГ (рис. 8—48) позволяют предполагать, что «ценотичность» высотных групп заключается в их приуроченности к соответствующим поясам и подпоясам растительности, в которых господствуют те или иные типы растительности. Это вполне логично, но этого недостаточно, чтобы именовать их ценотическими. В обсуждаемой книге речь идет о высотных группах, виды которых имеют очень опосредованные ценотические связи. Ведь «ценотичность» предполагает наличие взаимоотношений между особями видов. Поскольку в работе Куваева не указывается на совместное произрастание видов одной ВЦГ, то нет никаких оснований считать эти группы ценотическими. Во многих случаях совершенно очевидно, что виды одной ВЦГ произрастают в пределах того или иного пояса или подпояса в разных местообитаниях, в разных типах растительных сообществ. Вместо термина «ценотический» автору необходимо было использовать какой-то иной. Возможно, что применение термина «ценотический» нашло бы объяснение при более развернутой геоботанической характеристике поясов растительности. Геоботанический же материал в работе освещен очень сжато, хотя именно он (около 300 описаний и 36 профилей) служил основным первичным материалом, о чем говорит сам автор на с. 6. В работе этот материал очень обобщен — дано несколько поясных схем растительности в главе 1, посвященной характеристике природных условий района исследования и имеющей в целом «вводный», или «подсобный», характер.

ВЦГ, выделенные Куваевым, даны в виде таблиц, отражающих встречаемость видов по высотным ступеням на склонах, в горных долинах и среднюю. На основе этих данных построены многочисленные графики, показывающие высотную встречаемость каждого вида в каждой ВЦГ. Анализируя эти графики, легко заметить искусственность некоторых групп, поскольку оказывается, что распределение видов одной группы мало отличается от распределения видов другой, например групп VIII и IX. Автор указывает, что на Путоране имеются 11 ВЦГ, тогда как на Приполярном Урале и в Западном Верхоянье их всего 9. Однако число этих групп в некоторой мере произвольно, т. е. их можно выделить и больше, и меньше 11.

Сопоставляя наши данные по северо-западу Путораны с данными Куваева, следует отметить, что многие виды ведут себя там иначе и, если применять подход автора, то они распределились бы по группам несколько по-другому, чем на юго-западе этого района. И дело здесь не столько в различии ландшафтов, сколько в том, что многие виды на Путоране имеют спорадическое распространение и их поведение может сильно различаться на высотных профилях, отстоящих друг от друга всего на несколько километров.

Автор в своих построениях избежал употребления понятия «активность вида», хотя оно широко используется именно в работах подобного рода, но чаще обозначается иным термином, например в англоязычной литературе «aggressivity» (иногда и в русской литературе писали об агрессивности видов). Понятие «активность», как известно, не имеет количественных критериев и используется только в качественном смысле: активный, мало активный, неактивный вид и т. п. Группы, выделенные Куваевым, представляют собой не что иное, как группы активности видов. Они так и выделены — по активности, а таблицы содержат меру их участия в каждой группе. Если бы и сами группы были бы выделены на основе более объективных критериев, т. е. имели бы какую-то меру, позволяющую соотносить их друг с другом, то можно было бы считать, что разработан строгий количественный подход к оценке ландшафтного поведения видов, аналогов которого пока нет ни в отечественной, ни в мировой литературе (кстати, этот подход мог бы быть распространен не только на горные ландшафты, но и на равнинные). Едва ли можно поставить Куваеву в упрек недоработанность подобной методики. Скорее надо считать, что сделанное им открывает широкие перспективы в ландшафтно-экологическом изучении флор, а сам автор стоит на пути к завершению одного из методов этого изучения.

В последней главе автор сопоставляет высотное размещение растений в Путоране с таковым на Приполярном Урале и в Западном Верхоянье, так как по

всем трем районам он собрал и обработал обширный материал. В главе рассмотрены лишь общие виды для двух-трех районов. Полученные наметки общих закономерностей в высотном размещении видов в данных горных системах крайне интересны. Безусловно дальнейшая работа в этом плане весьма перспективна, поскольку имеет непосредственное отношение к проблеме трехмерного пространства ареала.

Автор выделил 11 высотно-долготных групп, которые сопоставлены с ВЦГ. Таким образом, объединены экологический и географический аспекты поведения каждого вида.

Глава написана очень лаконично, хотя именно в ней автору открывался простор для обсуждения вопросов флорогенетического характера в связном эколого-географическом рассмотрении на обширном материале. Некоторые выводы сделаны им в коротком разделе «Географо-генетические следствия. . .», но среди них есть и сомнительные. Например, он считает, что для большинства видов область с наиболее высоким их обилием есть область их возникновения. Однако в условиях происходивших климатических катаклизмов и постепенного изменения климата вид может вообще теперь не обитать в области своего возникновения. Об области происхождения видов дают представление территории с их наибольшим полиморфизмом, что связано с широтой их экологической амплитуды, но необязательно с обилием. Нельзя согласиться и с тем, что Путорана в большей мере «генератор» новых форм, чем перекресток миграционных путей. Новые таксоны, которые приводит автор, не могут служить достаточным основанием для подобного вывода. Обилие реликтовых видов с самым разнообразным распространением позволяет считать, что плато Путорана было попросту «проходным двором».

Куваев показал, что высказываемое ранее положение о преобладании на Путоране мигрантов с востока ошибочно. Наши данные также подтверждают этот вывод. Последняя глава содержит большой объем интересной информации о распространении видов. В отличие от предыдущей главы в ней приведены более информативные графики. Данную главу, вероятно, правомерно расценивать как «мостик» между рецензируемой книгой и дальнейшей планируемой работой по сравнению высотного поведения видов в упомянутых районах.

ЛИТЕРАТУРА

Hultén E. A. The circumpolar plants, vol. I. Stockholm, 1964. 280 p. — *Hultén E. A.* Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p. — *Hultén E. A.* The circumpolar plants, vol. II. Stockholm, 1971. 464 p. — *Meusel H. E., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 583 S.

Ю. П. Кожевников, Б. Н. Норин, В. Н. Ухачева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

Получено 30 VI 1983.

УДК 019.941.002.01 : 581.524.44 (571.52) Бот. журн., т. 69, № 3

Растительные сообщества Тувы / Отв. ред. А. В. Куминова. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 1982. 208 с. Т. 1000. Ц. 2 р. 50 к.

N. P. GURICHEVA, Z. V. KARAMYSHEVA. (*A REVIEW*). PLANT COMMUNITIES IN TUVA. 1982

Сборник написан большим коллективом авторов, в основном сотрудниками двух лабораторий Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР — геоботаники и экологии и фитоценологии. Редактор сборника — ведущий геоботаник Сибири и в настоящее время один из лучших знатоков ее растительности (особенно южных и горных районов) — А. В. Куминова. Она же осуществляла

руководство геоботаническими исследованиями. Следует подчеркнуть, что коллектив геоботаников Новосибирска в последние десятилетия очень плодотворно и целеустремленно изучает растительный покров юга Западной Сибири, о чем свидетельствуют довольно многочисленные публикации, в том числе сборники статей («Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири», 1978, и др.), коллективные монографии («Природные сенокосы и пастбища Хакасской автономной области», 1974; «Растительный покров Хакасии», 1976), обзоры флоры и растительности отдельных типов ландшафтов (Седельников, 1979) и т. д. В конце 70-х годов были развернуты обширные геоботанические исследования и работы по картированию растительности на территории Тувинской АССР. Хотя рецензируемая монография содержит изложение только части материалов, относящихся к отдельным районам Центральной и Западной Тувы, тем не менее ее публикация представляет значительный интерес в ботанико-географическом отношении, ибо в качестве объекта исследования выбраны наиболее типичные районы Тувы — Центральнотувинская впадина, восточная часть северного макросклона Западного Танну-Ола, южный макросклон Западного Саяна (Улуг-Хемский административный р-н). Описание общих закономерностей растительности этого небольшого региона позволяет понять особенности растительности всей Тувинской АССР, которая из-за своего географического положения (между горами западной Монголии и юго-западной Сибири) характеризуется многими специфическими чертами. Опубликованный материал важен и для уточнения геоботанического районирования очень обширного и сложного горного узла — гор Южной Сибири и Северной Монголии.

Первая статья сборника «Растительный покров Улуг-Хемского района Тувинской АССР» (с. 5—28) написана А. В. Куминовой. В основу описания растительности положены геоботанические карты разных масштабов, позволившие вскрыть закономерности распределения растительных сообществ, их разнообразие и соотношение занимаемых ими площадей. При этом Куминова применила довольно наглядный метод, использованный ею и в ранее опубликованных работах, — составление аналитических карт (автор называет их «дифференцированными картами растительности»). Их в статье 24. На этих картах (в отличие от синтетических) показаны отдельные компоненты растительного покрова (в основном классов, отчасти — групп ассоциаций или формаций), более четко выявляются их пространственные соотношения, а также роль каждого из них в растительности исследованного района. В табличной форме (табл. 1) дан перечень основных типов фитоценозов, встречающихся в Улуг-Хемском р-не. Это — ценный материал для понимания состава и особенностей растительности данной территории, хотя в его оформлении имеются некоторые неточности. На основании анализа состава и структуры растительности проведено геоботаническое районирование изученной территории и дана характеристика трех микрорайонов.

Описанию растительности долины одной из самых крупных и полноводных рек Тувинской АССР — р. Улуг-Хем — посвящена статья Т. В. Мальцевой (с. 28—45). Автор приводит большой фактический материал по биологической и хозяйственной продуктивности лугов, степей, тополевых лесов. Л. П. Паршутина (с. 100—109) детально охарактеризовала растительность долины р. Элегест — левого притока р. Улуг-Хем. Здесь по составу растительности можно выделить три участка: верхний — с преобладанием степей, средний — с преобладанием заболоченных лугов и кочковатых болот, нижний — с участием солонцеватых лугов и тополевых лесов. Обе статьи хорошо дополняют очерк растительности, данный Куминовой.

Растительность юго-восточной части Центральнотувинской межгорной депрессии (Тандинский р-н) анализируется в статье А. В. Куминовой, Т. В. Мальцевой и Э. Я. Нейфельда «Растительный покров и естественные кормовые угодья северных предгорий хр. Восточный Танну-Ола» (с. 71—100). В характере растительности этого района прослеживается влияние широтной зональности и вертикальной поясности. Авторы придерживаются взглядов В. В. Ревердатто, сформулировавшего закон о «концентрической зональности», который, по мнению авторов, приложим ко всей Центральнотувинской котловине и другим крупным межгорным депрессиям Средней Сибири. Согласно этому закону, «наиболее

ксерофильные фитоценозы характерны для центральных участков котловин, имеющих наиболее низкие абсолютные высоты, а повышение местности по направлению в сторону горного обрамления ведет к смене более мезофильными сообществами» (с. 73). В Центральнотувинской впадине идет смена опустыненных степей настоящими, а затем — луговыми. В статье дано описание лесов, кустарников, сохранившихся от распашки степей и лугов.

Общие закономерности растительности Западной Тувы (в основном бассейна р. Хемчик) и ее изменения, связанные с хозяйственной деятельностью человека, излагаются в статьях Э. А. Ершовой «К характеристике степной растительности гор Западной Тувы» (с. 109—121) и Г. Г. Павловой, Э. А. Ершовой и Ю. М. Маскаева «Растительность ключевого участка в среднем течении р. Чадан» (с. 45—71). Согласно авторам, наибольшие площади в Западной Туве заняты настоящими степями (крупно- и мелкодерновинными и их петрофитными вариантами), образующими самостоятельный подпояс; в меньшей степени — луговыми степями. Леса приурочены к северным склонам (1150—1300 м над ур. м.) и надпойменным террасам реки (850—900 м). Преобладают разреженные лиственничники. Отмечается значительная фитоценотическая роль кустарников, особенно караган.

В статье Б. Б. Намзалова «Особенности фенологического развития и фитомассы карагановой полынно-злаковой полидоминантной опустыненной степи в Западной Туве» (с. 121—140) отмечается наличие значительных сезонных и погодичных флюктуаций структуры сообществ опустыненных степей, которые иногда могут привести к неправильному толкованию их типологической принадлежности. По характеру развития и динамике накопления фитомассы опустыненные степи близки к островным степям Южной Сибири и степям Монголии.

Существенно расширяют представления об эколого-физиологических особенностях растительных сообществ Центральнотувинской впадины материалы, содержащиеся в статье А. А. Горшковой, Л. П. Яблоковой и О. А. Назын-Оол «Основные черты водного режима степных растений Тувы» (с. 140—154). В статье Г. А. Зверевой «Фитоценотическая структура и некоторые особенности сезонного развития степных сообществ Центральной Тувы» (с. 154—167) приводятся сведения о ритмике сезонного развития степных сообществ и о фактической и потенциальной семенной продуктивности ценозов.

В небольшой статье В. А. Шоба (с. 168—174) приведены две картосхемы, дающие представление о горизонтальном сложении лесостепных ландшафтов Восточного Танну-Ола в урочище Калбак-Арга.

Растительность Западного Саяна в пределах бассейна р. Кантегир характеризуется в работе Ю. М. Маскаева (с. 174—183). На основании собственных материалов и литературных источников автор дает описание лесной растительности этого малоизученного района. Разнообразие лесных ценозов характеризуется с учетом высотной поясности и состава травяно-кустарничкового яруса.

Интересная статья Н. В. Седельниковой и В. П. Седельникова «Геоботаническая характеристика ерниковых тундр западной части нагорья Сангилен» (с. 183—194) дает ясное представление о флоре и структуре фитоценозов ерниковых тундр, образующих подпояс на высоте 2200—2400 м над ур. м. Основу флоры высших сосудистых растений (82 вида) составляют альпийские (азиатские) и аркто-альпийские виды. Ерниковые тундры имеют хорошо выраженную трехъярусную структуру с доминированием в каждом ярусе определенной синузии (авторы выделяют 6 синузий высших растений и 9 синузий лишайников).

Л. С. Богуславская провела анализ фитоценотической роли видов высокогорных тундр в верховьях р. Ак-Суч (Западный Саян) в сообществах ерниковой и дриадовой тундр (с. 194—200).

Сборник заканчивается небольшой (3 с.) статьей Куминовой и Намзалова «О роли караган в степных фитоценозах Тувы». Из 8 видов караган, встречающихся в Туве, наибольшую ценотическую роль играют *Caragana pygmaea*, *C. bungei*, *C. jubata*, широко представленные в степных сообществах и образующие устойчивые эдификаторные синузии.

Как видно из вышесказанного, опубликованные в сборнике материалы достаточно информативны. Важным является наличие в большинстве статей хозяйственной оценки растительного покрова и научных рекомендаций по рациональ-

ному использованию территорий, поскольку основной кормовой базой животноводства Тувинской АССР продолжают оставаться естественные сенокосы и пастбища.

В сборнике ставятся вопросы охраны природы. В частности, Куминова вносит предложение объявить заповедной зоной горы Хайыракан и Ютюг-Хая, где встречаются редкие растения (мятлик Ревердатто, мятлик Крылова, осока Кирилова, лютик Смирнова, лук монгольский и многие другие), типичные и уникальные для Тувы фитоценозы, а также взять под охрану сосновые леса на междуречье рек Барык и Сенек. Особо обращается внимание на тот факт, что значительные площади сенокосов, располагающихся в пойме р. Улуг-Хем (Верхний Енисей), при формировании водохранилища Саяно-Шушенской ГЭС будут затоплены. В связи с этим указывается на необходимость перед затоплением провести ряд мероприятий по сохранению генофонда ценных кормовых растений, в частности по массовому сбору их семян и созданию в хозяйствах специальных семенных питомников для сохранения семенного фонда.

Следует сделать ряд критических замечаний и пожеланий авторам сборника, которые необходимо учесть при дальнейшей обработке и публикации большого фактического материала, которым они несомненно владеют. При чтении сборника бросается в глаза большой пробел — отсутствие развернутого Введения и особенно, Заключения. Эти разделы крайне необходимы для подведеиия общих итогов исследований и сопоставления полученного материала с аналогичными данными по сопредельным территориям. Особенно интересно было бы провести сравнение с растительностью Монгольской Народной Республики, которую в последнее десятилетие довольно интенсивно изучали сотрудники Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР («Растительный и животный мир Монголии», 1977; «География и динамика растительного и животного мира МНР», 1978; «Карта растительности МНР», 1979, и др.).

Материалы сборника еще раз подтверждают высказанные ранее идеи о сходстве растительности Тувы и сопредельной Монголии. Следует особо подчеркнуть близость в характере растительности Тувы и западной Монголии — Убсунурской впадины, хр. Хан-Хухийн-Ула. Это проявляется и в закономерностях высотной поясности растительности, и в наличии некоторых степных формаций, играющих большую фитоценотическую роль как в Туве, так и в западной Монголии, но не свойственных степям центральной и особенно восточной Монголии (например, формации овсеца пустынного *Helictotrichon desertorum* [1] и т. д.). И на территорию Тувы, и на территорию западной Монголии заходят некоторые виды перистых ковылей, например *Stipa kirghisorum*, *S. zalesskii*, не свойственные степям МНР. С другой стороны, для этих регионов характерно значительное снижение фитоценотической роли центрально-азиатских пустынно-степных видов. Можно привлечь и иные данные из опубликованного сборника, указывающие на принадлежность западной Монголии и Тувы к единому ботанико-географическому региону. Хотелось бы найти в последующих публикациях авторов соображения по затронутой проблеме.

Несколько частных замечаний. В статьях нет единообразия в географических названиях (ср.: оз. Хаден (с. 71) и Хадын (с. 155); р. Улуг-Хем (с. 5) и Верхний Енисей (с. 155) и т. д.) и в геоботанической терминологии, в частности в названиях типологических единиц (ср.: каменистые степи=петрофитные степи= =петрофитные варианты степей и др.). Различно понимается ярусность (ср. с. 192 и 157); имеются противоречия в оценке жизненной формы одних и тех же видов (ср.: *Nanophyton erinaceum* — полукустарничек (с. 141) и кустарничек (с. 158); *Ephedra monosperma* — кустарничек (с. 158) и многолетняя трава (с. 125). Имеются ошибки (или опечатки?) в таблицах (см. табл. 5, 6, 7 — с. 148, 149); табл. 2 — с. 157) и в латинских названиях растений (с. 120, 125, 158), несоответствия между высотно-поясными подразделениями в табл. 1 (с. 10) и на рис. 2 (с. 9), хотя таблица по существу является легендой к рисунку. В Оглавлении отсутствует статья Куминовой и Намзалова «О роли караган в степных фитоценозах Тувы».

---

[1] Овсецовые степи встречаются в МНР еще и в горных массивах Джунгарской провинции Центральноазиатской пустынной подобласти.

Явно нехватает в сборнике Указателя русских и соответствующих им латинских названий растений, упомянутых в тексте. Использование только русских названий крайне затрудняет чтение.

В целом, несмотря на отмеченные недостатки, надо приветствовать выход сборника, содержащего фактический материал, интересный для ботанико-географических сопоставлений и важный в практическом отношении.

Н. П. Гуричева, З. В. Карамышева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 15 III 1983.

УДК 019.941.002.01 : 631.542.534.6 Бот. журн., т. 69, № 3

Csapody V., Tòth I. A colour atlas of flowering trees and shrubs. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1982. 311 S. (**Чаподи В., Тот И. Атлас цветущих деревьев и кустарников в цветном изображении.** 1982. Будапешт)

O. A. SVIAZEVA. (*A. REVIEW*)

Рецензируемая книга продолжает серию публикаций иллюстрированных атласов растений флоры разных районов Западной Европы. Часть этих иконографий связана с именем V. Csapody, прекрасного художника растений.

Csapody родилась в 1890 г. в Будапеште, в течение 35 лет преподавала в школе, а с 1949 по 1965 г. работала научным сотрудником в Ботаническом секторе Венгерского национального музея. В течение всей жизни она собирала и рисовала растения. Ею написано около 12 тыс. акварелей, которые неоднократно экспонировались на многих выставках. В соавторстве с S. Jávorka и другими авторами она опубликовала 10 книг, и почти в 60 работах печатались ее рисунки. Среди атласов лекарственных, культурных, лесных растений Венгрии, всходов растений и других самой значительной работой следует считать «A Magyar Flora Kepekben» («Iconographia Florae Hungaricae»), вышедшую в 1934 г. (в соавторстве с Jávorka). Это атлас рисунков 4238 видов растений Венгрии. В 1982 г. вышел в свет рецензируемый Атлас.

Книга состоит из хорошо выполненных Csapody акварельных рисунков и текстовой части к ним. Иллюстрированы наиболее характерные части растений (цветки, плоды, побеги, иногда почки), показана весенняя или осенняя окраска листьев. Рисунки выполнены с натуры, профессионально, тщательно, и в них чувствуется огромная любовь автора к изображаемому миру.

Текстовая часть написана дендрологом I. Tóth. Это очень краткая, но достаточно емкая характеристика растений: указаны родина, размеры и форма кроны (нередко приведены размеры и форма кроны в естественном ареале и в культуре в Центральной Европе), дано описание листьев, цветков, плодов, отмечены время цветения, декоративная ценность, требование растений к климатическим и почвенным условиям; приводятся некоторые рекомендации по выращиванию. Книга снабжена указателями латинских и английских названий растений, составленными Sz. Priszter.

В Атласе представлены 608 видов, разновидностей и сортов древесных растений, которые выращиваются в открытом грунте в Центральной Европе. Отобраны лишь немногие из культивируемых здесь деревьев и кустарников. Но и это немногое уже говорит о богатейшем ассортименте древесных растений, которые украшают парки и сады Центральной Европы. Эти 608 таксонов растений относятся к 245 родам и 78 семействам; из них 38 видов — голосеменные. Интересно отметить, что одна треть приведенных в Атласе растений — восточноазиатского происхождения, более 120 видов — из Северной Америки. Есть представители флоры Мексики (*Symphoricarpos microphyllus* Kunth), Южной

Америки (*Pernettya mucronata* (L. f.) Gaud., *Eccremocarpus scaber* Ruiz et Pav.), Новой Зеландии (*Hebe armstrongii* (T. Kirk) Cock. et Allan, *Podocarpus nivalis* Hook.).

При ознакомлении с подобными книгами невольно напрашивается сравнение представленного в них разнообразия с тем, что имеется в нашей флоре. Несмотря на то, что в Атлас вошла лишь часть древесных, выращиваемых в Центральной Европе, хочется отметить, что более 100 видов — это растения дикой флоры СССР. Кроме видов с ареалом, охватывающим Центральную Европу и заходящим в европейскую часть СССР, в Центральной Европе выращивается много наших дальневосточных видов: *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Phellodendron amurense* Rupr., *Rosa rugosa* Thunb., *Acer ginnala* Maxim., *A. mono* Maxim., *Lonicera maackii* Rupr., *Menispermum dauricum* L. и др. Есть здесь виды из Сибири и Алтая (*Caragana arborescens* Lam., *C. pygmaea* (L.) DC., *Spiraea salicifolia* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.), Кавказа (*Gleditsia caspia* Desf., *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., *Rhamnus imeretina* Booth, *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch и др.), Средней Азии (*Lonicera korolkovii* Stapf, *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss, *Juglans regia* L.).

Следует отметить, что почти все виды, включенные в Атлас, выращиваются в культуре в нашей стране.

В «Предисловии» Csapody пишет об огромном значении парков и даже самых маленьких садов для жизни человека в городе, где много асфальта, задымленного воздуха, шума и где человек далек от гармонии, красоты и тишины природы. И именно растения могут помочь людям сделать жизнь в городе более приятной. Отличным пропагандистом прекрасного и разнообразного мира растений служит эта книга.

О. А. Связева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 V 1983.

CONTENTS

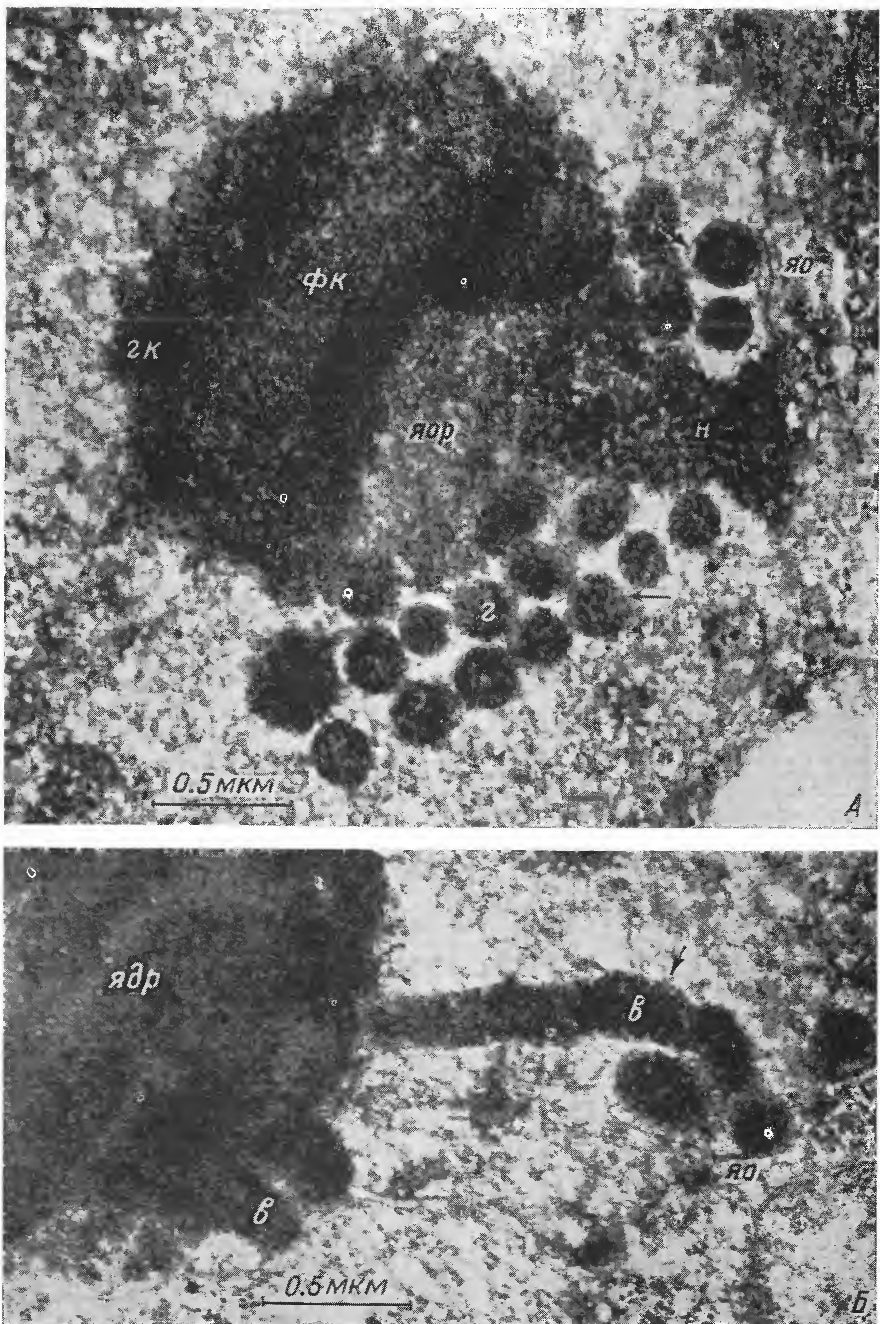


Рис. 2. Структура ядрышек в клетках переходной зоны префлоральной меристемы (*А*) и периферической зоны вегетативной меристемы (*Б*) 66-дневных растений *Perilla ocymoides*.

А — ядрышко прикреплено к ядерной оболочке с помощью хроматиновой «ножки». К ней примыкает светлая область ядрышкового организатора, вдающаяся в основную массу ядрышка, в которой различаются фибриллярный и гранулярный компоненты. Вблизи ядрышкового организатора находятся 16 глобул примерно одинакового диаметра; *Б* — выросты ядрышка контактируют с ядерной оболочкой. Ширина выростов примерно одинакова. Длина самого большого из них в 10 раз превышает его ширину. *ядр* — ядрышко, *яо* — ядерная оболочка, *фк* — фибриллярный компонент, *гк* — гранулярный компонент, *яор* — ядрышковый организатор, *н* — ножка, *г* — глобула, *в* — вырост.

К стр. 372

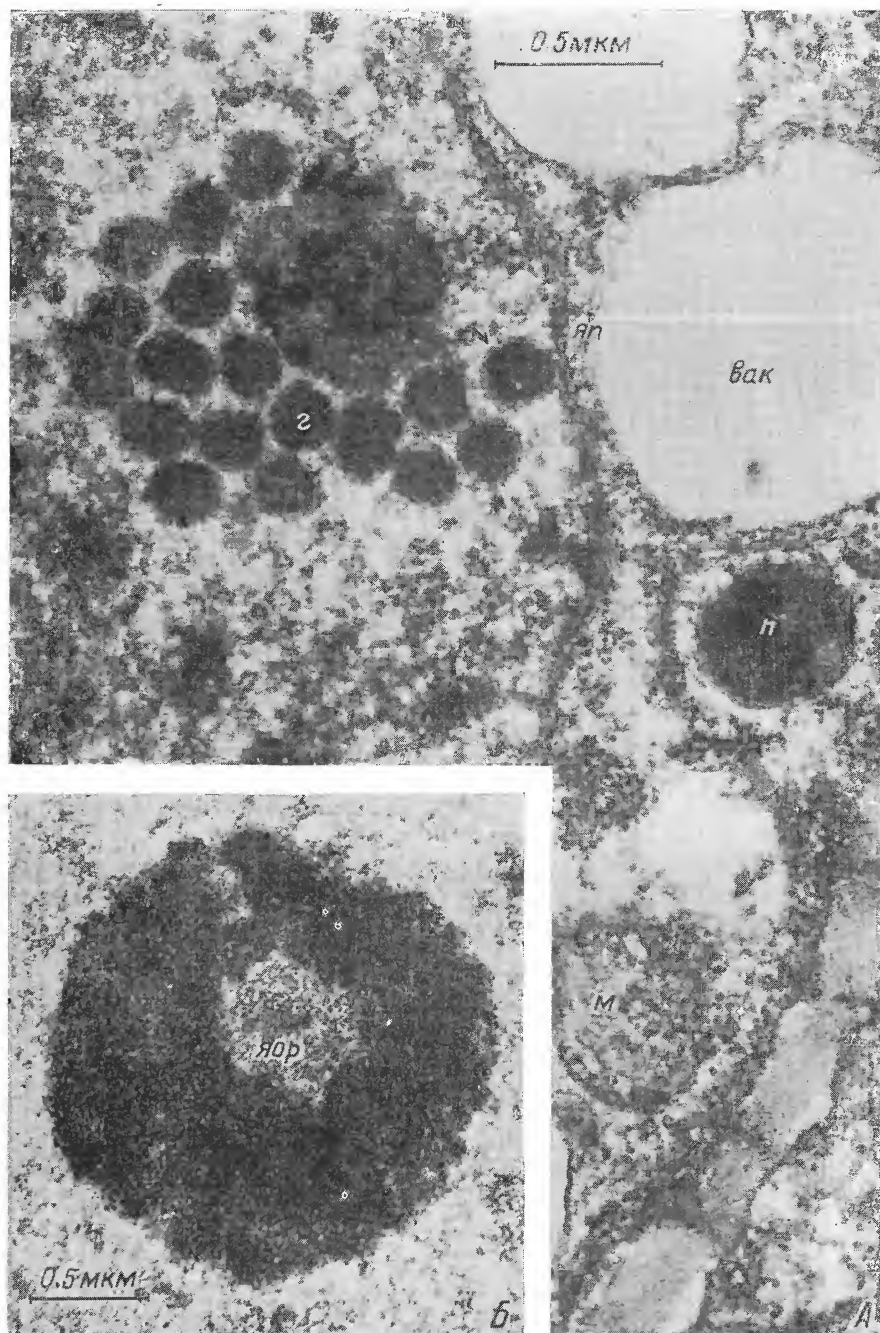


Рис. 3. Ядрышки в клетках переходной зоны вегетативной меристемы побега 86-дневного растения (*А*) и центральной зоны префлоральной меристемы побега 66-дневного растения (*Б*) *Perilla ocymoides*.

А — фрагмент ядра с ядрышком, локализованным вблизи ядерной оболочки. Основная масса ядрышка окружена 18 глобулами примерно такой же плотности; диаметр всех глобул одинаковый; глобулы тесно прижаты друг к другу; *Б* — компактное ядрышко с расположенным в центре него ядрышковым организатором. *яп* — ядерная пора, *вак* — вакуоль, *п* — пластида, *м* — митохондрия; остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

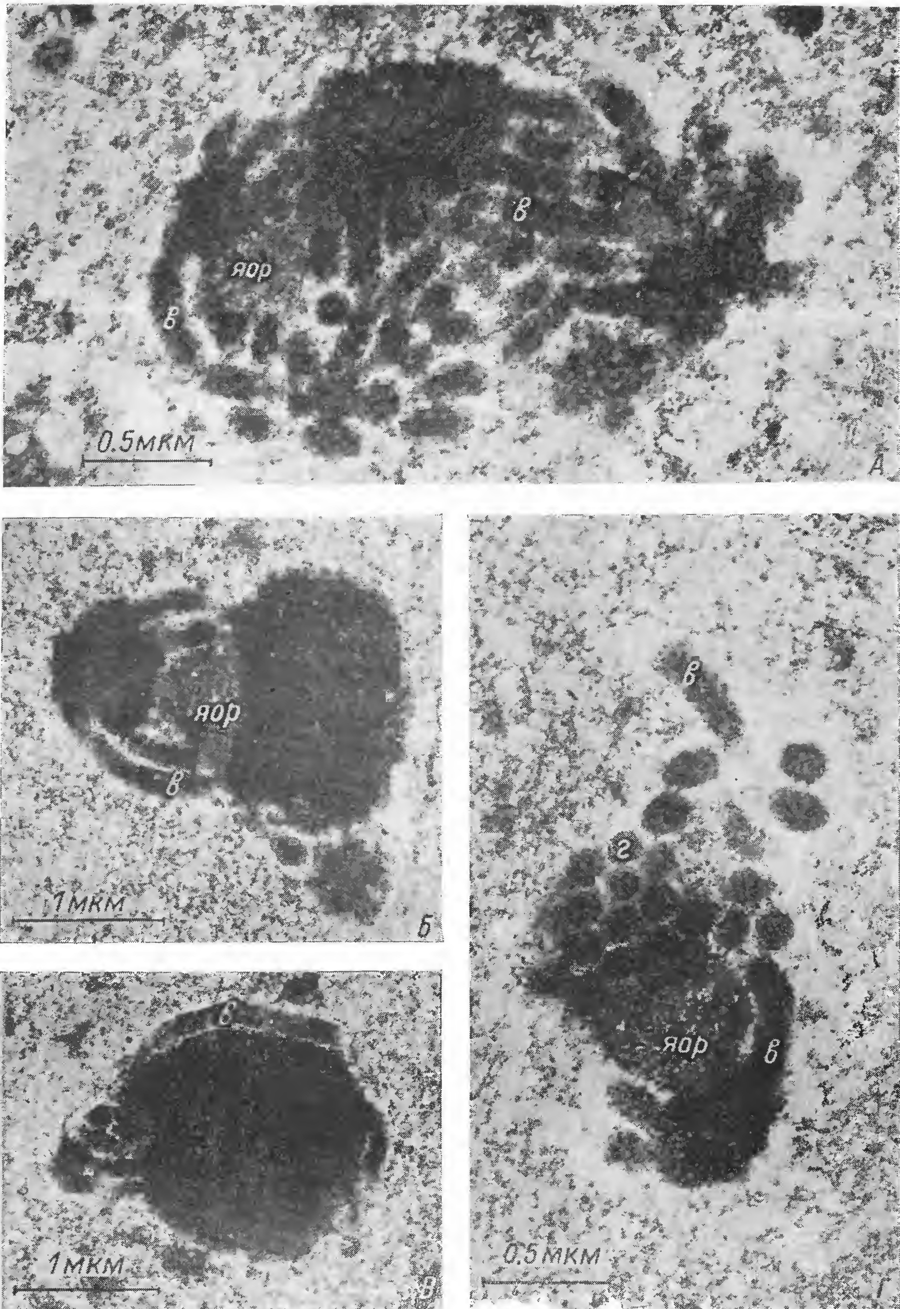


Рис. 4. Ядрышки в клетках апикальной меристемы побега 70-дневного растения с НО (*А*) и 66-дневных растений *Perilla ocymoides*, получивших 8 КД (*Б*), 6 КД (*В*) и 2 КД (*Г*).

А — ядрышко клетки переходной зоны апекса. Совокупность выростов образует клубок. Плотность выростов и основных массивов ядрышка одинаковая; вблизи выростов видна светлоокрашенная область ядрышкового организатора; ширина выростов примерно одинаковая; число их около 20; *Б* — ядрышко клетки сердцевины. Видна светлая область ядрышкового организатора между двумя основными массивами ядрышка, которые соединены между собой четырьмя выростами; *В* — ядрышко клетки периферической зоны апекса. Выросты местами располагаются вдоль поверхности ядрышка; *Г* — ядрышко клетки переходной зоны апекса. Виден ядрышковый организатор, примыкающая к нему снизу основная масса ядрышка и продольные и поперечные сечения выростов ядрышка. Обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

К стр. 373

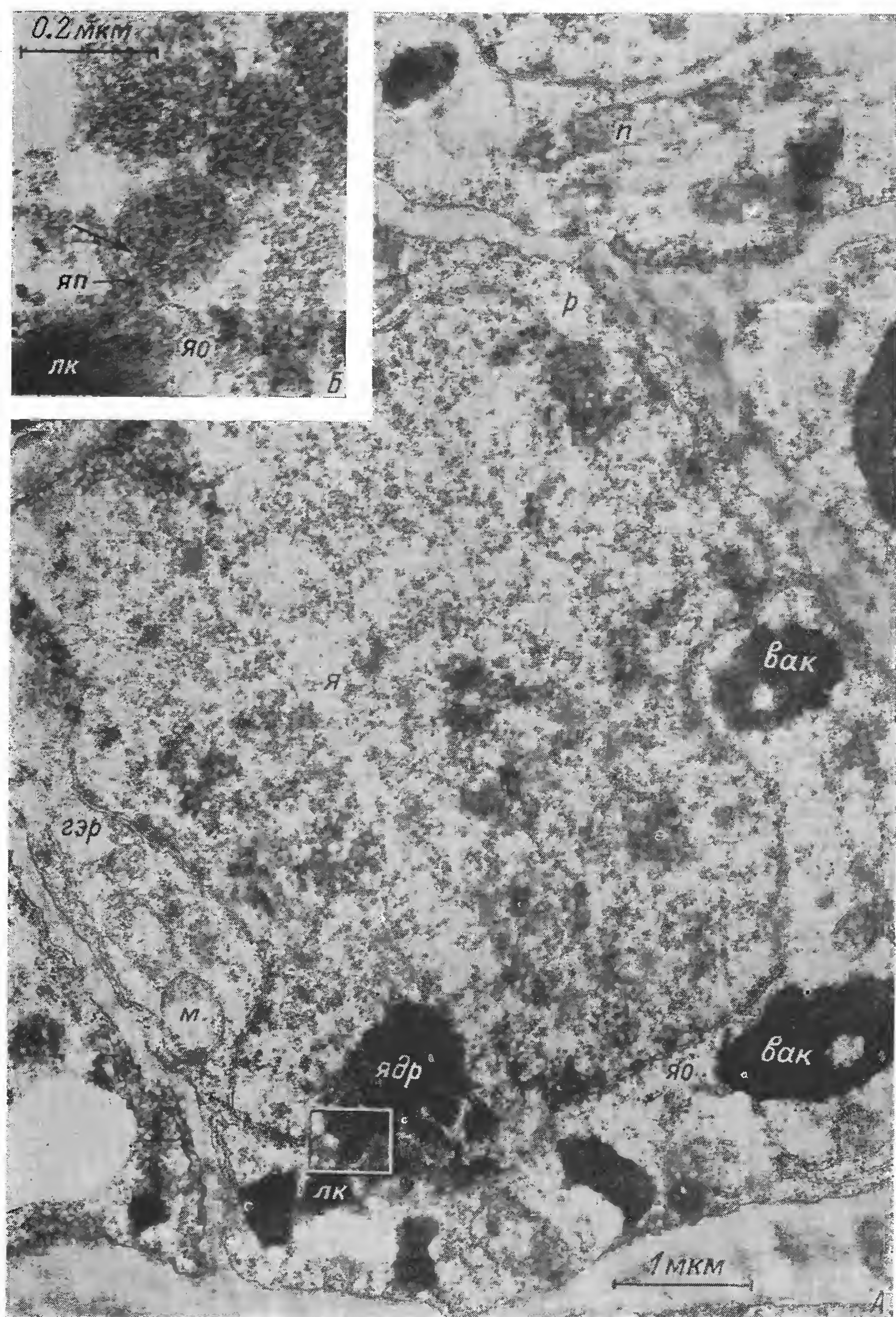


Рис. 5. Клетка из периферической зоны апикальной меристемы вегетативного побега 86-дневного растения *Perilla ocymoides*.

Ядро (*я*) крупное, неправильное по очертаниям; ядрышко с выростами вблизи ядерной оболочки; в цитоплазме митохондрии, вакуоли, пластиды, гранулярный эндоплазматический ретикулум (*гэр*), рибосомы (*р*) и липидные капли (*лк*). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2 и 3.

А — общий вид клетки. *Б* — фрагмент ядрышка. В месте контакта выроста ядрышка с порой ядерной оболочки видны V-образные структуры, состоящие из нескольких субъединиц. Со стороны цитоплазмы к ядерной оболочке в этом месте прилегает липидная капля.

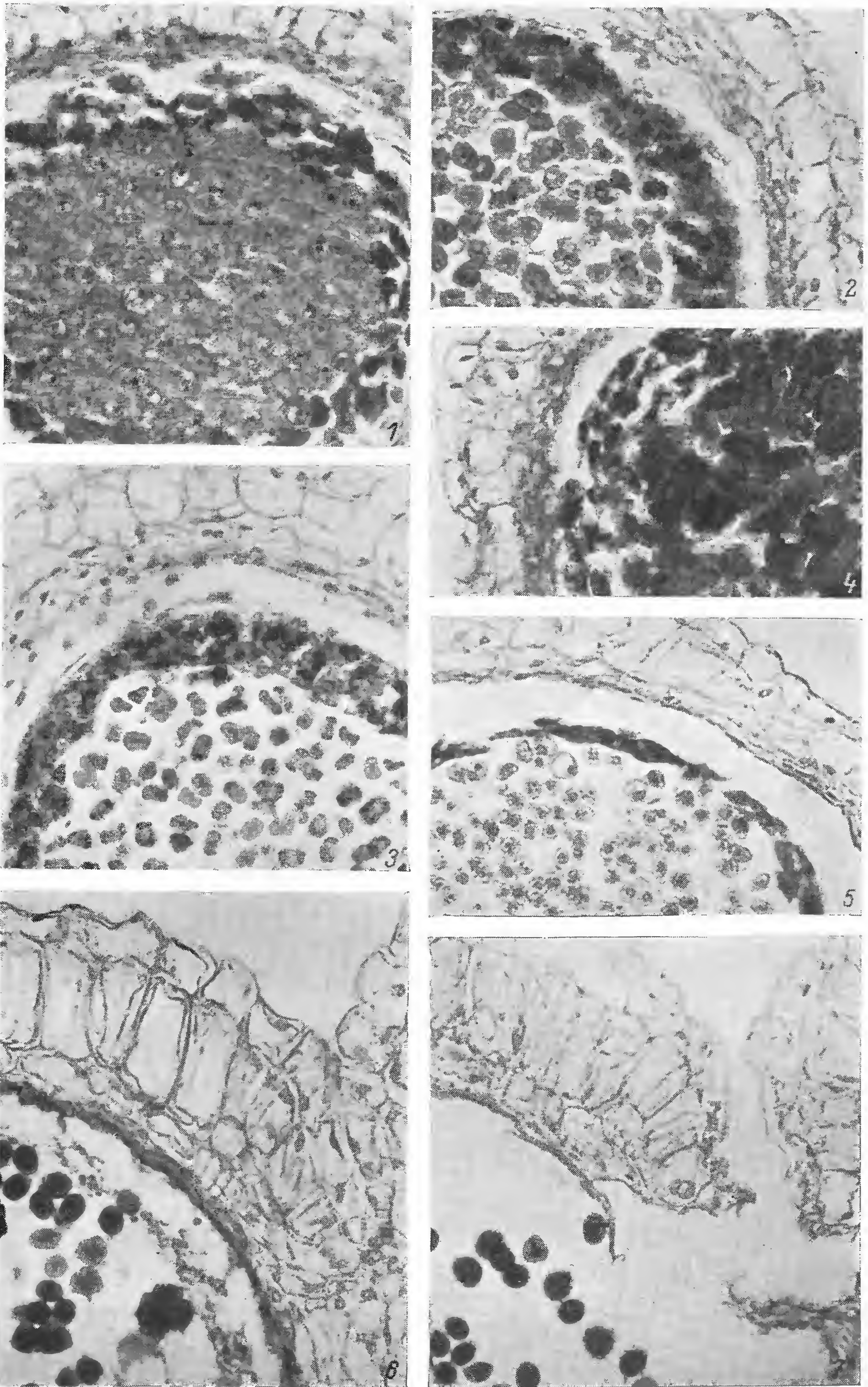


Рис. 2. Пыльники *Daphniphyllum macropodum* на разных стадиях развития.

1 — стадия спорогенных клеток; *2* — стадия микроспороцитов; *3* — мейоз в микроспороцитах; *4* — пыльник с тетрадами микроспор; *5* — часть гнезда пыльника с 1-ядерными пыльцевыми зернами; *6* — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами, видны перегородка между гнездами и группа мелких замыкающих клеток; *7* — зрелый вскрывшийся пыльник (*1—7* — поперечные срезы).

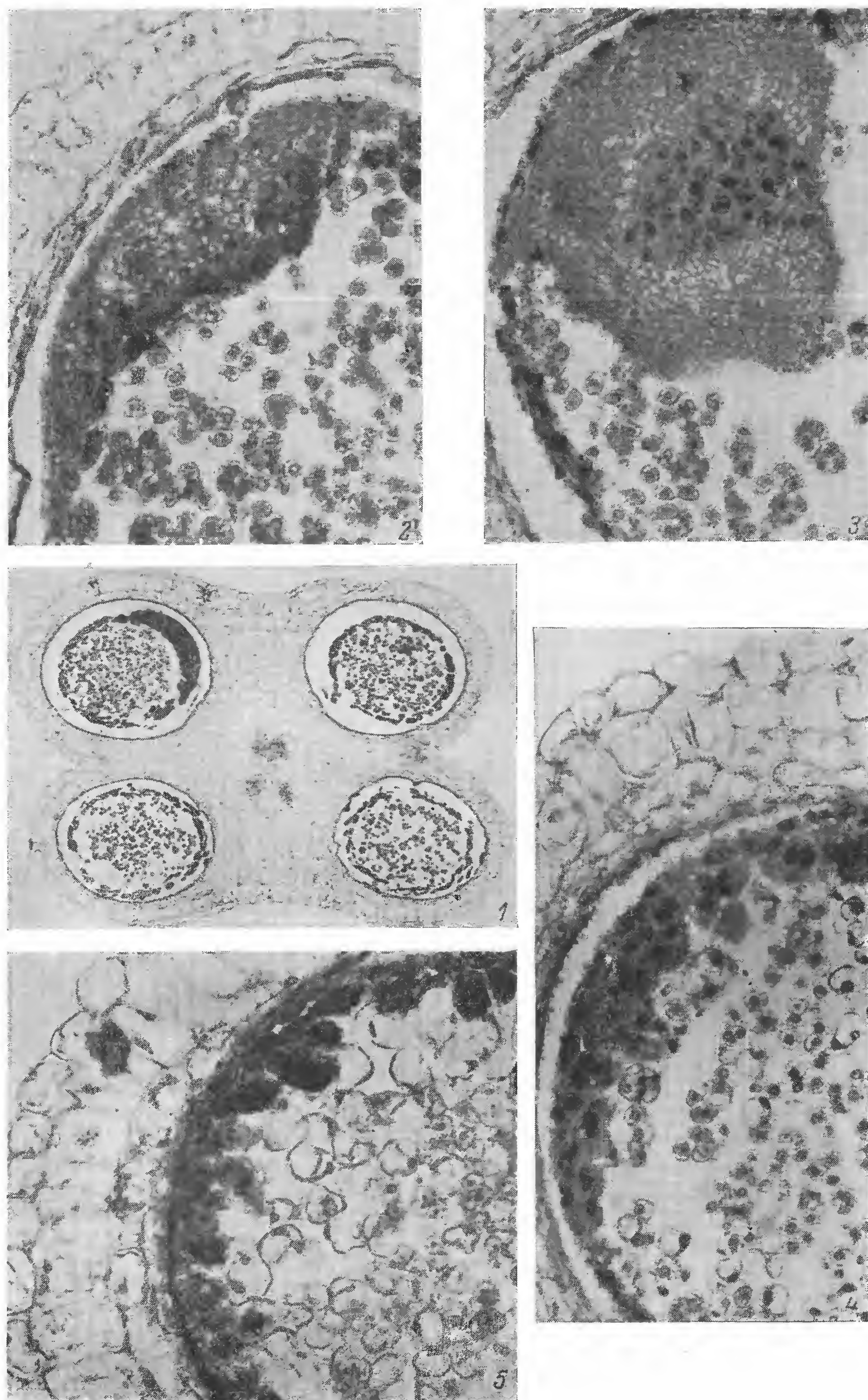


Рис. 3. Аномалии в развитии пыльников *Daphniphyllum macropodum.*

1 — пыльник, в одном гнезде которого происходят разрастание тапетума и стерилизация пыльцы; *2—3* — гипертрофированный рост участков тапетума; *4—5* — дегенерация пыльцы на стадии микроспор.

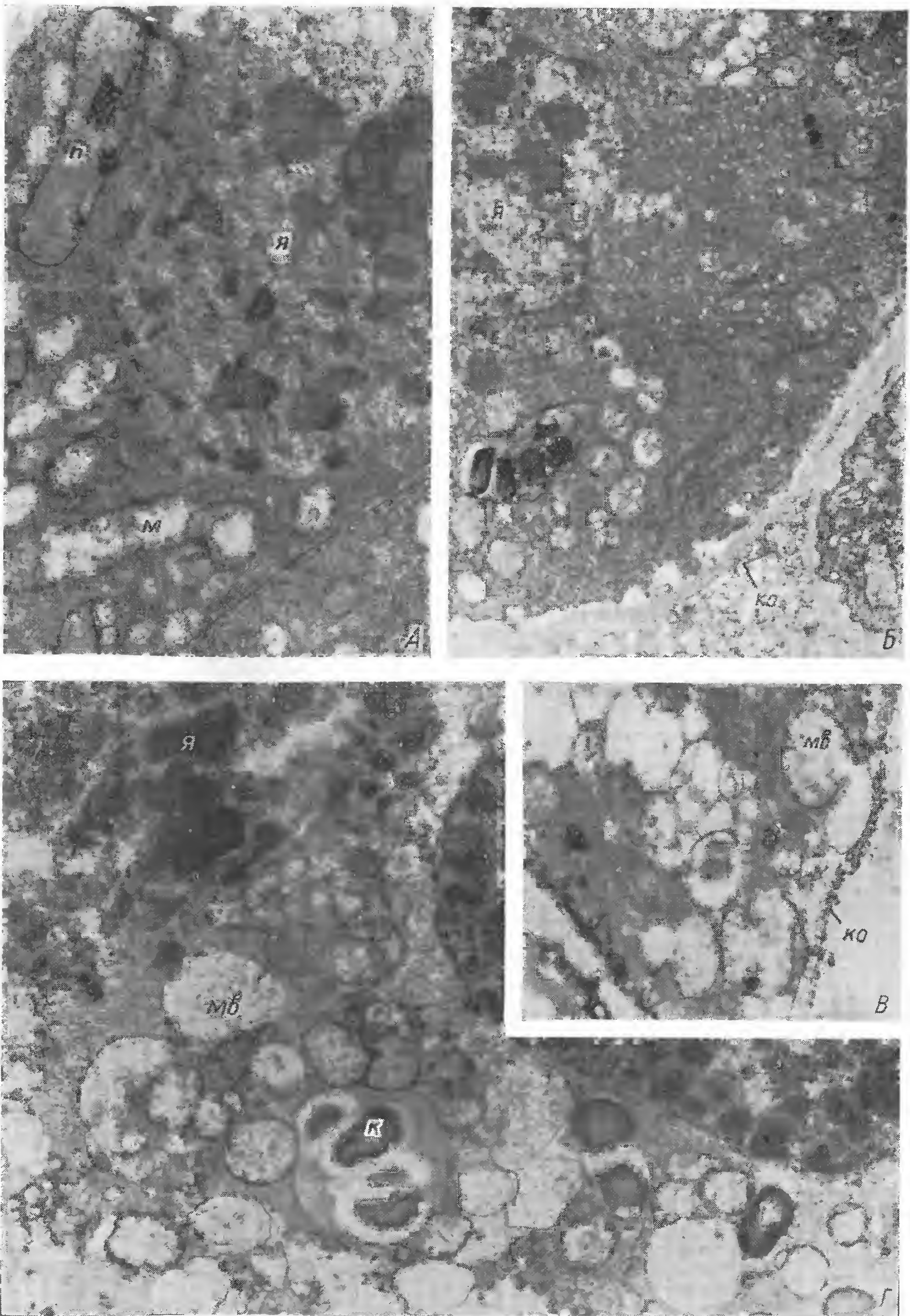


Рис. 1. Ультраструктура дифференцирующихся клеток тапетума *Larix sibirica*.

А — перед мейозом в микроспороцитах; *Б* — на стадии профазы I мейоза; *В*, *Г* — на стадии телофазы I мейоза. *ко* — клеточная оболочка, *к* — крахмал, *м* — митохондрия, *мв* — мелкая вакуоль, *п* — пластида, *я* — ядро. Увеличение: *А* — 10 000; *Б*, *Г* — 9000; *В* — 18 000.

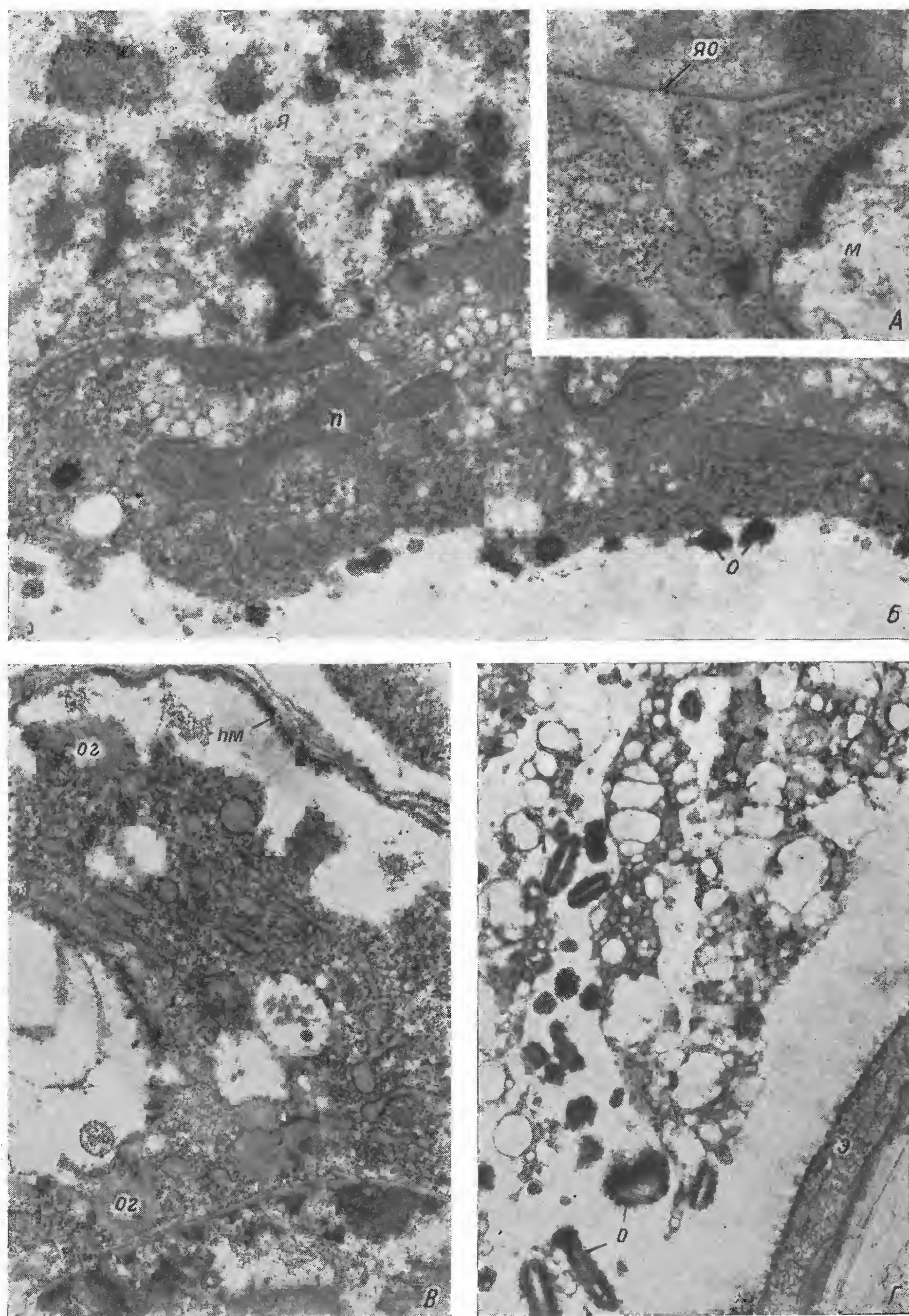


Рис. 2. Фрагменты клеток тапетума.

А — на стадии телофазы I; *Б*, *В* — на стадии тетрад микроспор; *Г* — перед первым митотическим делением в развивающейся пыльце. *о* — орбикула, *ог* — осмиофильная глобула, *пм* — перитапетальная мембрана, *э* — экзина оболочки пыльцевого зерна, *яо* — ядерная оболочка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Увеличение: *А* — 56 000, *Б* — 14 000, *В* — 39 000, *Г* — 9000.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1984, т. 69, 3, 273—424